

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Ökofüsioloogia õppetool

Liisa Kübarsepp

ERINEVATE KESKKONNAFAKTORITE MÕJU ARUKASE (*BETULA PENDULA*
ROTH.) KASVULE JA LÄMMASTIKU OMASTAMISELE EKSPERIMENTAALSETES
TINGIMUSTES

Magistritöö

Juhendajad: vanemteadur Priit Kupper
vanemteadur Anu Sõber

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatuse	3
1.1. Sademete ja õhuniiskuse mõju	3
1.2. Mullaniiskuse mõju	5
1.3. Mulla lämmastiksisalduse mõju	6
1.4. Ultraviolettkiirguse (UV) mõju	8
1.4.1. UV-B	8
1.4.2. UV-A	10
1.5. Magistritöö eesmärgid	11
2. Materjal ja metoodika	12
2.1. Katse ülesehitus	12
2.2. Puude struktuursete ja füsioloogiliste parameetrite mõõtmine	14
2.2.1 Puude veekadu ja transpiratsioon	14
2.2.2. Puude kasv ja lehepind	14
2.2.3. Lehtede lämmastiksisaldus	15
2.3. Andmete statistiline analüüs	16
3. Tulemused	17
3.1. Mullaniiskuse ja pihustamise mõju	17
3.2. Õhuniiskuse ja väetamise mõju	21
3.3. Ultraviolettkiirguse mõju	26
3.4. Lisatud lämmastiku ja lehestiku lämmastiksisalduse seos	27
4. Arutelu	28
4.1. Mullaniiskuse ja lehtede märgumise mõju	28
4.2. Õhuniiskuse ja väetamise mõju	29
4.3. Ultraviolettkiirguse mõju	31
Kokkuvõte	33
Summary	34
Tänuavaldused	36
Kasutatud kirjandus	37

1. Sissejuhatus

Globaalsete kliimamuutuste tagajärjel võivad mitmed keskkonnafaktorid (õhu- ja mullaniiskus, mulla toitainetesisaldus, ultraviolettkiirgus) osutada taimede jaoks täiendavaks stressiallikaks, mõjutades taimede kasvu ja nende kohanemist erinevate keskkonnatingimustega. Eksperimentaalsed uuringud, mis analüüsivad eelnimetatud keskkonnafaktorite mõju puittaimedele, võimaldavad anda vajalikku teavet füsioloogiliste muutuste ja nende mehhanismide kohta, mille uurimine looduslikes (eksperimentaalselt kontrollimata) tingimustes on raskendatud. Seda eeskätt põhjusel, et looduses on taimed eksponeeritud korraga kõigile erinevatele mõjufaktoritele ja see teeb konkreetse faktori mõju hindamise sageli väga keeruliseks. Järgnevalt annan lühikese ülevaate erinevate töös käsitletavate faktorite mõjust taimede kasvule.

1.1. Sademete ja õhuniiskuse mõju

Üheks oluliseks taimede kasvu mõjutavaks keskkonnateguriks atmosfääri suureneva süsihappegaasi kontsentratsiooni kõrval on prognoositav sademete jaotuse muutumine käesoleva sajandi jooksul - põhjapoolkera suurematel laiuskraadidel sademete hulk ja sagedus suureneb, samal ajal kui kuivemates lõunapoolsetes piirkondades väheneb sademete hulk veelgi (IPCC, 2013). Ka Balti regioonis (sealhulgas Eestis) prognoositakse aastaks 2100 keskmist sademete hulga suurenemist 5 - 30% ning õhutemperatuuri tõusu 2,3 - 4,5 °C (Kont et al., 2003). Sademete hulga ja temperatuuri kasvuga suureneb ka atmosfääri veeauru sisaldus. Viimane mõjutab otseselt taimede veevoogusid ja gaasivahetust, kuivõrd lehtedest lähtuva transpiratsioonivoo aluseks on veeauru rõhu gradient lehe sisekeskkonna ja välisõhu vahel. Selle vähenedes - kas suhtelise õhuniiskuse tõustes või seoses lehtede temperatuuri langusega nende märgumise tõttu - kahaneb ka transpiratsiooni põhjustav jõud (Miller & Cramer, 2005).

Mitmed hiljutised uurimused on näidanud suurenenud õhuniiskuse negatiivset mõju puude kasvule (Tullus et al., 2012; Sellin et al., 2013). Nii arukase (Sellin et al., 2013) kui hübriidhaava (Tullus et al., 2012) puhul on õhuniiskuse suurendamine kaasa toonud pikkuskasvu ja lehe pindala vähenemise. Niisutamise mõju lehepinnale oli puuliigiti mõnevõrra erinev. Hübriidhaaval muutus lehe pindala väiksemaks, aga suurema lehtede arvu tõttu lehestiku pindala oluliselt ei vähenenud (Tullus et al., 2012). Seevastu kõrgemas õhuniiskuses kasvanud arukaskedel vähenes mõnevõrra ka kogu lehestiku

pindala (Sellin et al., 2013). Vastupidiselt eelnevale leidub ka uuringuid, kus on täheldatud kõrgeõhuniiskuse positiivset mõju taimede lehepinnale (kõrge õhuniiskus tingis nii leherakkude suurenemise kui lehtede pindala kasvu) ja biomassile (Leuschner, 2002). Erinevate kliimamudelite võrdlusel leidsid Luo et al. (2008), et sademete hulga suurenedes taimede netoproduktioon kasvab mitmetes erinevates kooslustes (võttes samaaegselt arvesse nii CO₂ kontsentratsiooni suurenemist kui ka keskmise temperatuuri tõusu 2 °C võrra).

Samas on ka hulgaliselt töid, milles näidatakse, et suurem õhuniiskus põhjustab transpiratsiooni vähenemise (Pataki et al., 1998; Meinzer, 2003; Bovard et al., 2005) ja põhjustab suuremate mõõtmetega õhulõhede kujunemist (Fordham et al., 2001; Nejad and van Meeteren, 2005). Sarnast transpiratsiooni vähenemist on täheldatud ka lehestiku märgumise tagajärjel pilvemetsades (Johnson & Smith, 2008; Reinhardt & Smith, 2008) või udu tõttu (Ritter et al., 2009).

Suurenenud õhuniiskuse negatiivset mõju on täheldatud ka arukase mineraaltoitumisele (Sellin et al., 2013). Kuna lämmastiku (N) omastamine toimub suuresti massivoolu abil (Miller & Cramer, 2005; Cramer et al., 2009), siis massivoolu käivitava jõu ehk atmosfääri veeaururõhu defitsiidi (VPD) vähenedes võib halveneda ka taimede lämmastikuga varustatus. Hea veevarustatusega muldadel kasvavate kiirekasvuliste puude edukuse taga võibki olla õhulõhede suur juhtivus, mistõttu nad saavad mullast kiiresti ja piisaval hulgal vett (Aasamaa & Sõber, 2011). Ka arukask on kiirekasvuline pioneerliik, mis vajab kasvuks palju lämmastiku (Uri et al., 2007), kuid madalama VPD juures vähenenud transpiratsiooni ja massivoolu tõttu võib tekkida toitainete, eriti lämmastiku, defitsiit (Cramer et al., 2009; Sellin et al., 2013). Suurenenud õhuniiskus võib puude mineraaltoitumist mõjutada ka muutuste kaudu ektomükoriisa koosseisus (Parts et al., 2013) ning mulla mikrobioloogias mis mõjutab erinevate N vormide kättesaadavust (Hansen et al., 2012). Siiski pole päris selge kas nimetatud muutused on tingitud otseselt suuremast õhuniiskusest või põhjustatud kõrgest mulla veesisaldusest, mis omakorda on tingitud transpiratsiooni vähenemisest kõrgeõhuniiskusel (Kupper et al., 2011).

1.2. Mullaniiskuse mõju

Sademetega hulga kasvades võib eeldada ka mullaniiskuse suurenemist, iseäranis olukorras, kus ka atmosfääri veeauru sisaldus kasvab. Ka ekstreemsete ilmastikunähtuste (põud, üleujutused, kuumalained) prognoositav kasv (IPCC, 2013) võib viia märkimisväärsitele muutustele mulla veesisalduses ja mõjutada seeläbi taimede kasvu. Mulla veesisalduse mõlemal ekstreemumil on taimedele negatiivne mõju. Vahemere piirkonnas ja Kesk-Euroopas, kus vee kättesaadavus on kasvu piirav võib seoses pikemate ja intensiivsemate põudadega metsade produktiivsus väheneda (Bolte et al., 2009). Juba praeguseks on Lõuna-Euroopas ja Põhja-Ameerika lääneosa metsades täheldatud olulist põuast ja kõrgetest temperatuuridest põhjustatud puude suremust. Suured põuad 21. sajandi alguses on Lõuna-Euroopas põhjustanud massilist suremust mitmete erinevate tamme (*Quercus* L.), männi (*Pinus* L.), ja pöõgi (*Fagus* L.) perekonna liikide seas, sealhulgas ka kreeta mändide (*Pinus brutia* Ten.) hulgas, mis on Vahemere piirkonna üks põuatolerantsemaid liike. Samuti on suured põuad ulatuslikult kahjustanud puid põhjapoolsematel aladel: harilikke tammesid (*Quercus robur* L.) Poolas, harilike kuuski (*Picea abies* (L.) H.Karst) Norras ja siberi kuuski (*Picea obovata* Ledeb.) Venemaal (Allen et al., 2010). Põuatundlikkus oleneb ka selle kestusest, eri liikide põuaga toimetuleku strateegiatest ja taastumisvõimest (Mitchell et al., 2013).

Teisalt ei ole taimedele probleemiks mitte ainult põuad, vaid ka liigniiskuse. Üleujutused põhjustavad taimejuurtes hapnikupuudust ehk hüpoksiat või anoksiat, mille tulemusena enamikel taimedel väheneb juurtes tsütosooli pH, mis põhjustab juurte akvaporinide sulgemise ning sellega seoses väheneb suuresti ka juurte hüdrauliline juhtivus (Tournaire-Roux et al., 2003). Niisugune regulatsioon võimaldab vältida ksüleemi liigset lahjenemist ning soodustab ka etüleeni kogunemist, mis indutseerib aerenhüümi teket (Maurel et al., 2008). Etüleeni vahendatud signaali tulemusena osa rakkudest lähevad apoptoosi, ning tekib palju omavahel ühendatud rakuvaheruume sisaldav kude – aerenhüüm. Juurtest võsudele ulatuv aerenhüüm võimaldab hingamiseks vajalikku hapnikku transportida juurtesse ning väljutada CO₂-te (Drew et al., 2000).

Seoses liigse vee ja sellest põhjustatud hüpoksiaga tekivad mitmed probleemid: esiteks, puudus energiarikastest ühenditest – põhiosa ATP-st sünteesitakse hingamise käigus ning see protsess vajab elektronide aktseptorina hapnikku (O₂). Anaeroobsetes tingimustes väheneb ATP saagis heksoosi molekuli kohta väga oluliselt: tavapärase 24-36

mol ATP asemel saadakse anaeroobsetes tingimustes mooli heksoosi kohta ainult 2-3 mol ATP-d (Gibbs & Greenway, 2003). Väiksema saagise tõttu vajatakse ka rohkem suhkruid ning taimed hakkavad kasutama varuaineid, näiteks tärklisist ning võivad pikemaajalise hapnikupuuduse kestel oma varuained ära kulutada ning jääda süsivesikute puudusesse (Bailey-Serres & Voesenek, 2008; Colmer & Voesenek, 2009). Teiseks kogunevad anaeroobse metabolismi produktid nagu laktaat, mis põhjustab pH langust ja juurerakkude surma, etanooli sünteesi vaheprodukt atseetaldehüüd ning redutseeritud elemendid nagu Fe^{2+} , Mn^{2+} ja S^{2-} mis on samuti toksilised (Gibbs & Greenway, 2003; Bailey-Serres & Voesenek, 2008; Colmer & Voesenek, 2009).

Enamik uurimusi seoses üleujutuste ja hapnikupuuduse mõjuga on tehtud rohttaimedega, kuid ka puudel on sarnased reaktsioonid hüpoksiaale. Katses üleujutusi hästi taluva halli papliga (*Populus x canescens* (Aiton) Sm.), leiti, et sarnaselt rohttaimedele muutus juurte metabolism anaeroobseks ning suurenenud süsivesikute tarbe tõttu transporditi rohkem sahharoosi lehtedest juurtesse, samuti vähendas hüpoksia oluliselt juurte nitraadi omastamise võimet. Sealjuures aga ei täheldatud olulist maapealse biomassi vähenemist, mille põhjuseks tuuaksegi kohastumus üleujutustega - hüpoksia tingimustes muutus halli papli geeniekspressioon kordades rohkem kui müürloogal (*Arabidopsis thaliana* L.) (Kreuzwieser et al., 2009). Samas ei saa väita, et hüpoksia ei oleks negatiivset mõju puude maapealsele biomassile, kuna katses hariliku haavaga (*Populus tremula* (L.) Heynh) oli hapnikupuuduses seemikutel oluliselt väiksem biomass (Kamaluddin et al., 2002).

1.3. Mulla lämmastiksisalduse mõju

Kuna taimede kuivkaalust ligikaudu 2% moodustab lämmastik siis on taimede lämmastikuvajadus suur ning taimede kasvu piiravaks teguriks on tihti lämmastiku limiteeritud kättesaadavus (Miller & Cramer, 2005). Samas on viimasel ajal aina olulisemaks uurimistemaatikaks muutunud lämmastiku sadenemine õhust ja seeläbi mullaviljakuse suurenemine (Janssens et al., 2010). Vajamineva lämmastiku omastavad taimed peaaegu kogu ulatuses juurte kaudu, kas nitraat- (NO_3^-) või ammooniumioonina (NH_4^+) (Miller & Cramer, 2005).

Tihti omastavad taimed lämmastiku peamiselt nitraadina (NO_3^-), kuna nitraatiooni suur liikuvus muudab NO_3^- juurtele hõlpsasti kättesaadavaks (Miller & Cramer, 2005;

Cramer et al., 2009). Samas on nitraat oma suure liikuvuse ja tõttu ka mullast lihtsalt leostuv ning kontsentratsioonid varieeruvad oluliselt ka väikeses ruumilises skaalas (Robinson, 2001; Miller & Cramer, 2005; Gorska et al., 2008). Lisaks juurte kasvu stimuleerimisele (Robinson, 2001) on NO_3^- omastamisel oluliseks mehhanismiks massivool, mille liikumapanevaks jõuks on taime lehepinna ja atmosfääri veeauru kontsentratsioonide erinevus (VPD). See tekitab suurenenud vee voo mullast taime ja taimest atmosfääri, lisaks toimub toitainete (peamiselt NO_3^-) transport juurteni. Eriti oluliseks on peetud massivoolu abil lämmastiku hankimist suuremate parasvöötme taimede puhul, kelle ulatuslikum juurestik tagab neile hea veega varustatuse (Cramer et al., 2008). Samuti on näidatud, et kiirekasvulised pioneerliigid nagu haab (*Populus tremula* L.) eelistavad lämmastikuallikana nitraatiooni aga suktsessioonis hilisemad liigid nagu harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H.Karst.) eelistavad ammoniumiooni (NH_4^+) (Siemens & Zwiazek, 2013). Ka arukask on pioneerliik ning mulla suurem lämmastikuisaldus kajastub väga selgelt lehtede lämmastikuisalduse suurenemises (Uri et al., 2007). Katses ameerika haavaga (*Populus tremuloides* Mitchx.) leidsid Siemens ja Zwiazek (2013), et kõrgete nitraadi kontsentratsioonide juures (16mM) paranesid mitmed kasvuparameetrid (võsu diameeter, lehepind) aga ka klorofüll ja lämmastiku kontsentratsioon lehtedes. Samuti suurenes õhulõhede juhtivus ja hüdrauliline juhtivus, mis oli tõenäoliselt põhjustatud kõrgemast akvaporinide aktiivsusest juurtes (Siemens & Zwiazek, 2013). Sarnased tulemused saadi ka katses kurgi- (*Cucumis sativus* L.) ja tomatitaimedega (*Lycopersicon esculentum* Mill.) ,milles leiti NO_3^- väga kiire mõju juurte hüdraulilisele juhtivusele, mida seostati akvaporinide aktiivsuse kasvuga (Gorska et al., 2008)

Nitraatiooni sisenemiseks on juures kaks erinevat süsteemi: tugeva afiinsusega transportsüsteem (high affinity transport system HATS), mis töötab juhul kui iooni kontsentratsioon jääb alla 1mM ja madala afiinsusega transportsüsteem (low affinity transport system LATS), mille ekspressioon toimub suuremate (>1mM) nitraadi kontsentratsioonide juures. Lisaks nitraadi transpordile on arvatud, et HATS-i valgud vastutavad ka nitraadi kontsentratsiooni tajumise eest ning annavad esialgse signaali, mis viib külgsuurte arengu initsiatsioonini (Miller et al., 2007). Kuigi nitraadi juhtimine juurteni massivoolu abil on oluliselt vähem energiakulukas kui juurte kasvatamine (Robinson, 2001), on väga paljudes töödes täheldatud biomassi allokatsiooni muutusi sõltuvalt nitraadi kontsentratsioonist (Niinemets, 1999; Paterson & Sim, 2000; Cechin & de Fátima

Fumis, 2004; Hermans et al., 2006; Cobb et al., 2008; Kobe et al., 2010; Useche & Shipley, 2010a; Useche & Shipley, 2010b).

Lämmastikupuudus on üks põhilisi juur-võsu suhte suurenemise põhjuseid (Hermans et al., 2006), muutuda võib ka juurte struktuur ja keemiline koostis (Paterson & Sim, 2000; Kobe et al., 2010; Useche & Shipley, 2010a; Useche & Shipley, 2010b), lehtede struktuur (Niinemets, 1999; Cechin & de Fátima Fumis, 2004) ja puudel ka allokatsioon tüvesse (Cobb et al., 2008). Hea lämmastikuga varustatuse puhul suureneb taime maapealne biomass (Cechin & de Fátima Fumis, 2004; Kleczewski et al., 2011), ning lehtede lämmastikuisaldus (Garnier et al., 1999; Niinemets, 1999; Cechin & de Fátima Fumis, 2004). Samas lehtede erikaal oluliselt ei muutu, mis annab alust oletada, et lämmastik ei mõjuta lehtede paksust (Cechin & de Fátima Fumis, 2004).

Kui vastavalt optimaalse jagamise teooriale peaks parema toitainetega varustatuse korral taimed paigutama rohkem ressursse maapealsesse biomassi, siis N parema kättesaadavuse korral peaks puudel suurenema akumulatsioon ka tüvesse, kuid sellekohased tulemused on vastuolulised. Katses nelja monokultuuris kasvanud puuliigiga leiavad Cobb et al. (2008) positiivse seose puude tüve massi ja lämmastiku lisamise vahel. Seos ei ole siiski lineaarne – teatud piirist alates ei ole suurematel lämmastiku kogustel edasist mõju. Seevastu Kobe et al. (2010) katses seitsme erineva lehtpuuliigiga ei ilmne lämmastikuga väetatud puudel suurenenud biomassi paigutamist tüvedesse.

1.4. Ultraviolettkiirguse (UV) mõju

1.4.1. UV-B

Osooni kontsentratsioonide vähenemine stratosfääris, mõjutab oluliselt UV-B kiirguse hulka, sest O₃ neelamismaksimumid jäävad just UV-B lainepikkuse vahemikku (280-320nm). UV-B võib endaga kaasa tuua mitmeid kahjulikke mõjusid, mille tulemusena väheneb CO₂ fikseerimise kiirus ja taime kasv (Kostina et al., 2001). Vastusena kahjulikele mõjudele on taimedes kujunenud mitmed kohastumused enda kaitsmiseks liigse ultraviolettkiirguse eest. UV-ga paremini kohastunud taimedel on suurem DNA reparatsiooni võime, paremad hapniku aktiivühendite kahjutustamise mehhanismid, rohkem UV kiirgust neelavaid fenoolseid ühendeid ning muutunud lehe ehitus (Jansen, 2002).

Mitmed erinevad uurimused on näidanud, et UV-B mõjutab taimede kasvu, arengut ja morfoloogiat ning muudab transpiratsiooni ja fotosünteesi aktiivsust. Lisaks sellele võib UV-B kahjustada DNA-d, valke ja membraane. (Kostina et al., 2001; Jansen, 2002; Li et al., 2010) Samas keskendub suurem osa uurimusi põllukultuuridele või teistele rohttaimedele, vähem on uuritud UV-B kiirguse mõju puittaimedele ning tulemused on vastuolulised. Mõned leiavad, et negatiivne efekt peaaegu puudub (Sedej & Gaberščik, 2008), teised peavad negatiivseid mõjusid kumulatiivseteks (Li et al., 2010). Näiteks arukask kasvab tihti avatud kasvukohtades ja võib seetõttu olla eksponeeritud üsna suurtele UV-B kiirgusvoogudele (Morales et al., 2010).

Puid ja rohttaimi võrdleval metaanalüüsil leidsid Li et al. (2010) kõrgema UV-B kiirguse tasemel negatiivse mõju mõlemale eluvormile. UV-B taseme tõus 20-40% mõjutab oluliselt rohttaimedele kasvu, kuid mõju puittaimedele on ka suure UV-B taseme tõusu juures (> 40%) statistiliselt mitteoluline. Analüüsil leiti muuhulgas, et puittaimede puhul olid eri kasvuparameetrite usaldusintervallid oluliselt suuremad kui rohttaimedel. See annab aluse oletada, et puittaimede puhul on reaktsioon kõrgemale UV-B kiirguse tasemele liigispetsiifilisem kui rohttaimedel. Üldiselt on puittaimed võimelised ennast märgatavalt efektiivsemalt UV-B kiirguse vastu kaitsma kui rohttaimed, kusjuures okaspuude kaitsekohastumused on lehtpuudest mõnevõrra erinevad - okaste eluiga on pikem ning nad vajavad seetõttu ka tugevamat kaitset (Li et al., 2010). Okaspuudel esineb rohkem UV-B-d neelavaid fenoolseid ja terpenoidseid ühendeid, lisaks on epidermi rakukestad paksenenud ning lehed väikesed ja tihedad, kokkuvõttes võimaldavad need kohastumused puul pika eluea jooksul vältida kumulatiivset UV-B kahjustavat mõju (Trošt Sedej & Gaberščik, 2008). Mõju lehtede morfoloogiale märgivad ka Bernal et al. (2013) - varasemast kõrgemal UV tasemel kasvanud Vahemere piirkonna taimedel täheldati lehtede massi ja pindala suhte kasvu kuna lehtede paksenemine võimaldab kaitsta fotosünteesiapparaati UV-B kiirguse kahjuliku mõju eest. Kostina et al. (2001) katses noorte arukaskedega (*Betula pendula* Roth.) leetakse, et kuigi kõrgemad UV-kiirguse tasemed ei mõju negatiivselt kogu taime biomassile, siis suureneb õhulõhede juhtivus (ka nende üldhulk) ning fotosünteesi kiirus. See viitab kompenseerimis-mehhanismidele, kuna rohkem süsinikku tuleb investeerida sekundaarsesse ainevahetusse, et võimaldada kaitset UV-B kiirguse eest. Sekundaarse ainevahetuse produktide, näiteks flavonoolide ja beetatsüaniinide akumulatsioon kristall-lõunalille (*Mesembryanthemum crystallinum* L.)

lehtedes on väga tugevalt sõltuvuses nii UV kiirguse lainepikkusest kui doosist (Ibdah et al., 2002). Siiski võib UV kiirgusel olla taimetele ka positiivset mõju, näiteks kaitse eemärgil toodetavad sekundaarsed metaboliidid on, vähemalt osaliselt, ka herbivoore peletava toimega (Krizek, 2004).

1.4.2. UV-A

Paljudes uurimustes keskendutakse UV-B kiirguse mõju kahjulikkusele (Kostina et al., 2001; Ibdah et al., 2002; Jansen, 2002; Trošt Sedej & Gaberščik, 2008; Li et al., 2010; Morales et al., 2010), tegelikult võivad aga UV-A (315-400nm) kiirguse mõjud olla taimedele palju olulisemad kuna peamine maapinnani jõudev UV spektri osa on just UV-A, mida osoonikiht ei neela ning mis jõuab ka taimekudedes sügavamale ja võib kahjustada taimede UV-B vastaseid kaitsemehhanisme (näiteks flavonoidide sünteesi) või tekitada reaktiivseid hapnikuühendeid (ROS) (Wilson et al., 2001). Sarnaselt UV-B kiirgusele põhjustab UV-A kiirgus lehe pindtiheduse (LMA) kasvu (Bernal et al., 2013). Peamiseks UV-A kiirguse kahjulikuks toimeks peetakse aga fotosünteesiapparaadi, täpsemalt fotosüsteemi II (PS II) erinevate osade kahjustamist, mille tagajärjena väheneb fotosünteesi efektiivsus (Vass et al., 2002). Samas on uurimusi, mis on leidnud ka UV-A kiirguse positiivseid mõjusid. Morales et al. (2010) näitasid katses arukase seemikutega, et UV kiirgus soodustas mitmete erinevate fenoolsete ühendite sünteesi, kuid ei mõjutanud taime morfoloogilisi parameetreid. Lisaks on teada, et UV-A kiirgusel on fotoreparatsiooni soodustav, seega UV-B kahjulike mõjusid leevendav toime (Ibdah et al., 2002). Samuti suurendab UV-A lehtedes fotosünteesi aktiivsust ja taimede põuatolerantsust, kuna mõjutab positiivselt juurte kasvu veedefitsiidi puhul (Bernal et al., 2013). Varasemate uurimuste tulemused on aga olnud vastupidised, näidates looduslikes tingimustes UV kiirguse negatiivset mõju juurte kasvule (Rinnan et al., 2005). Bernal et al. (2013) märgivad siiski, et eelnevad uurimused on tehtud optimaalsete niiskustingimuste juures. UV kiirguse vastaseks kaitseks toodetavatel fenoolsetel ühenditel ka herbivoorseid putukaid peletav toime ning on näidatud herbivoorse kahjustuse vähenemist taimedel, mis on kasvanud kõrgema UV kiirguse juures (Caldwell et al., 2007). Lisaks on näidatud, et nii UV kiirgus kui herbivoorid indutseerivad taimedes sarnaste kaitsvate ühendite sünteesi (Izaguirre et al., 2007).

1.5. Magistritöö eesmärgid

Töö eesmärgiks on analüüsida muutusi arukase kasvus ja lämmastiku omastamises erinevates mulla- ja atmosfääri manipulatsiooni tingimustes. Seoses sademete hulga ja esinemissageduse prognoositava kasvuga kõrgematel laiuskraadidel on oluline teada millisel moel sademete muutustega seotud komponendid (õhu- ja mullaniiskus, lehestiku märgumine) taime mõjutavad ja millised on erinevate faktorite võimalikud koosmõjud. Uurimisobjektiks valitud arukase (*Betula pendula* Roth.) puhul on tegemist kiirekasvulise pioneerliigiga, mis omab olulist majanduslikku tähtsust ja mida on varasemalt uuritud – sealhulgas ka Eestis õhuniiskusega manipuleerimise eksperimendi (FAHM) raames.

Töö käigus püüan leida vastuseid järgnevatele küsimustele:

- Kuidas mõjutab õhuniiskus arukase toitainete kättesaamist erineva väetamise korral?
- Kas kõrge õhuniiskus ja lehtede märgumine mõjuvad arukase kasvu pärssivalt?
- Kuidas mõjutavad arukase kasvu ja N omastamist mullaniiskus ja UV-A kiirgus?

2. Materjal ja metoodika

2.1. Katse ülesehitus

Eksperiment viidi läbi 2-aastaste arukase (*Betula pendula* Roth.) meristeempaljundatud taimedega (kloon Vehmersalmi V14), mis on algselt pärit Ida-Soomest, aga katsesse toodi Rõka katsealalt Järvelja õppe- ja katsemetskonnast (58°24'N, 27°29'E). Kokku oli katses 39 puud. Oktoobris 2012 kaevati puud üles, pesti juurte ümbert muld ja istutati 3l pottidesse ning jäeti freesturbaga ümbritsetuna välitingimustesse talvituma. Kasvusubstraadiks oli kasvuturvas mis sisaldas (nitraati (NO_3^-) 66 mg/l, ammooniumi (NH_4^+) 47 mg/l, fosforit (P_2O_6) 133 mg/l, kaaliumi (K_2O) 228 mg/l, magneesiumi (MgO) 21 mg/l, boori (B) 1 mg/l, molübdeeni (Mo) 2 mg/l, vaske (Cu) 2 mg/l, mangaani (Mn) 2 mg/l, tsinki (Zn) 1 mg/l, rauda (Fe) 2 mg/l, väävlit (S) 0,3 mg/l), lisaks segati kasvuturbasse (5% mahuosa) liiva.

Veebruaris 2013 paigutati puud kasvukambritesse (Percival AR-95 HIL), milles kontrolliti temperatuuri, õhuniiskust ja valgusrežiimi. Eksperiment kestis 5.02.2013-20.05.2013. Kõikides kambrites oli valgus sisselülitatud ajavahemikul 7:00-23:00. Kahes kambris (0 ja 1) rakendati ultravioletti (UV) töötlust, kus taimed said lisaks fotosünteesiliselt aktiivsele kiirgusele (PAR) ka ultraviolettkiirgust (Tabel 1). Selleks kasutati UV lampe (Philips, Actinic, BL TL, MINI 15W/10), mis eraldasid peamiselt UV-A (315-400 nm) kiirgust (UV-A/UV-B suhe 500/1), keskmine võra kohalt mõõdetud UV kiirgusvoog oli 4,20 W/m². Ühes UV-lampidega kambris (kamber 0) toimus lisaks vee pihustamine lehtede märgamise eesmärgil (iga 10-15 minuti järel 5 sekundi vältel). Vee pihustamiseks kasutati düüsidega varustatud kõrgsurvepumpa HPE075 (Mist Cooling Inc. Richmond, TX, USA) millest pihustatava veepiisa keskmine suurus oli 10 µm. Pihustamine toimus kogu katse vältel ajavahemikul 9.00-23.00. Kahes ülejäänud kambris (kambrid 2 ja 3) oli ainult fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus ja pihustamine puudus, kuid erinesid õhuniiskused: kambris 2 oli suhteline õhuniiskus madalam; kambris 3 aga kõrgem (Tabel 1 ja 2). Päevane fotosünteesiliselt aktiivne kiirgusvoog (PAR) puude kohal oli kõigis kambrites keskmiselt 750 µmol m⁻² s⁻¹. Õhutemperatuuri ja -niiskust mõõdeti kambrites HMP45A sensoritega (Vaisala OY, Finland). Näidud registreeriti mäluseadmega DL2e (Delta-T Devices, Burwell, UK) ning salvestati 10 minuti keskmistena.

Tabel 1. Erinevate kambrite töötluste kirjeldused.

	Töötlusted				
	UV	Pihustamine	mullaniiskus	väetamine	õhuniiskus
Kamber 0	pn	on	60% /80%	puudub	kõrge
Kamber 1	on	puudub	60% /80%	puudub	kõrge
Kamber 2	puudub	puudub	60%	0x /1x / 3x	madal
Kamber 3	puudub	puudub	60%	0x /1x / 3x	kõrge

Tabel 2. Kasvuperioodi keskmine (\pm standardhälve) õhutemperatuur ($^{\circ}\text{C}$), suhteline õhuniiskus (%) ja veeaururõhu defitsiit (VPD, kPa) kambrites.

	temperatuur	õhuniiskus	VPD
Kamber 0	22,7 \pm 0,89	77,2 \pm 5,33	0,63 \pm 0,14
Kamber 1	22,9 \pm 0,58	74,1 \pm 3,00	0,72 \pm 0,08
Kamber 2	22,9 \pm 0,51	58,5 \pm 3,81	1,09 \pm 0,10
Kamber 3	22,8 \pm 0,54	75,3 \pm 4,70	0,65 \pm 0,12

UV-kiirgusega kambrites (0 ja 1) olevaid taimi kasvatati kahel erineval mullaniiskusel (60% ja 80% mulla veemahutavusest), kuid ei väetatud. Nii kõrgema kui madalama õhuniiskusega kambrites (2 ja 3) hoiti mullaniiskust 60% juures ning seal oli kolm erinevat väetamistöötlust: väetamata, 1 kord nädalas väetatud ja 3 korda nädalas väetatud puud (Tabel 1). Väetiselahus sisaldas 45 mg/l N (sh 33 mg/l nitraatlämmastikku ja 12 mg/l ammoniumlämmastiku), 45 mg/l P_2O_5 , 135 mg/l K_2O , 15 mg/l MgO, 0,05 mg/l B, 0,05 mg/l Cu, 3 mg/l Fe, 2 mg/l Mn, 0,005 mg/l Mo, 0,05 mg/l Zn.

Puid kasteti kraaniveega igal hommikul ettenähtud kaaluni mulla veemahutavusest ning märgiti üles eelneva ööpäeva jooksul kaotatud vee hulk. Väetatud puid kasteti väetamispäevadel (1 kord nädalas väetatavatel puudel kolmapäeviti ja 3 korda nädalas väetatavatel puudel esmaspäeval, kolmapäeval ja reedel) tavalise vee asemel väetiselahusega. Lampide paigutusest tuleneva valguse intensiivsuse erinevuse

mõju vältimiseks paigutati taimed pärast iga kastmist kambrisse juhuslikult ning puude kõrguse kasvades paigutati kasvuriiulit allapoole, et säilitada sarnane kiirgusvoog.

2.2. Puude struktuursete ja füsioloogiliste parameetrite mõõtmine

2.2.1 Puude veekadu ja transpiratsioon

Puude ööpäevane veekadu leiti vastavalt:

puu veekadu (g) = kogu evapotranspiratsioon (g) – mullapinnalt aurustunud vee hulk (g). Selleks, et teada kui suur osa veest aurustub mullapinnalt kaaluti potte pärast katse lõppu, kui puud olid maha lõigatud ja transpiratsioon puudus. Transpiratsioonivoo (g cm^{-2} ööpäevas⁻¹) - leidmiseks kasutati eelnevalt leitud puu veekadu (g), mis jagati lehestiku pindalaga (cm^2).

2.2.2. Puude kasv ja lehepind

Iganädalaselt mõõdeti kõigil puudel 10 lehe pikkus ja laius (cm) ning loendati kõigi lehtede ja pikkvõrsete arv (Tabel 3). Mõõdeti puu diameeter (mm) tüve alusel ja kõrgus (cm), mida kasutati hiljem puu ruumala (cm^3) leidmiseks, kasutades valemit:

$$V = \frac{\pi \times (D/2)^2 \times H \times FF}{100}, \quad (1)$$

kus D on puu diameeter (kasutatud kahe mõõtmise keskmist), H on puu kõrgus ja FF on vormi faktor (Tullus et al., 2012). Katse lõpetamisel mõõdeti kõigil puudel maapealne biomass (eraldi lehed, võrsed, tüvi) nii värskest kui kuivatatult (48 h, 60 °C) ja maa-alune biomass (eraldi < 2mm ja > 2mm juured).

Katse lõpetades valiti igast töötlustest üks puu, millel mõõdeti 10 lehe pikkus ja laius ning lisaks optilise pindalamõõtjaga LI-3100C (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE) lehtede pindala. Lehe pikkus ja laius korrutati ning kasutades saadud korrutist ja mõõdetud pindala leiti regressioonvõrrand (R1) lehtede pindala arvutamiseks lehtede mõõtmete kaudu:

$$\text{lehe pindala} = -0,554319 + 0,667756 \times (\text{pikkus} \times \text{laius}); (R^2=0,99; p<0,001). \quad (R1)$$

Saadud regressioonvõrrandit kasutati kogu katse vältel lehtede mõõtudest keskmise lehe pindala arvutamisel. Individuaalse puu lehestiku pindala leidmiseks korrutati regressioonvõrrandist (R1) saadud lehe pindala lehtede arvuga antud puul. Katse lõpus mõõdeti ära ka kogu lehestiku pindala, kasutades optilist pindalamõõtjat LI-3100C.

Tabel 3. Katse käigus regulaarselt mõõdetud tunnused.

Tunnus/kuupäev	1.02	22.02	8.03	15.03	22.03	1.04	5.04	12.04	19.04	26.04	3.05	13.05	17.05	20.05
Lehtede arv		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Lehtede mõõdud		X	X	X	X	X	X	X	X	X				X
Puu kõrgus	X			X			X		X	X	X			X
Puu diameeter	X			X			X		X	X	X			X
SPAD'i väärtus			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Võrsete pikkus				X			X				X			

2.2.3. Lehtele lämmastikuisaldus

Kõigil puudel hinnati iganädalaselt lehtede klorofüllisisaldust ja lämmastikuisaldust 10-l lehel kasutades klorofüllsi sisalduse mõõtja (SPAD-502, Minolta) näitu (SPAD). Lehtede tegeliku lämmastikuisalduse ja iganädalaselt mõõdetud SPAD'i näitude sidumiseks võeti katse ajal kõikidelt puudelt 3-4 lehte millel mõõdeti SPAD'i väärtused (1-3 korduses lehe kohta). Needsamad lehed (võetud 08.03) kuivatati 60 °C juures 48 h vältel ja saadeti lämmastiku analüüsiks Eesti Maaülikooli taimebiokeemia laborisse. Lehtede analüüsil saadud lämmastiku protsendi ja mõõdetud SPAD-i väärtuse regressioonanalüüsi tulemusena leiti regressioonvõrrand (R²), mida kasutades arvutati mõõdetud SPAD'i väärtustest lehe lämmastikuprotsent:

$$\text{lehe lämmastiku \%} = -0,9582 + 0,1255 \times \text{SPAD'i väärtus} \quad (R^2=0,78; p<0,001). \quad (R2)$$

Lehtede lämmastikuisaldust (%) kasutati omakorda lehtede kogu lämmastikuhulga (g) ja lehepinnaühikus sisalduva lämmastikuhulga (mg/cm²) arvutamiseks.

Kogu lehestiku lämmastikuhulga arvutamiseks leiti esmalt regressioonvõrrand (R3) lehepinna ja massi vahelise seose kohta, kasutades optilise pindalamõõtjaga leitud lehtede pindalasid ja vastavate lehtede kuivmassi:

$$\text{lehe mass} = 1,13 + 0,053661 \times \text{lehepind} \quad (R^2=0,91; p<0,001). \quad (R3)$$

Antud võrrandi abil leiti iga puu jaoks kogu lehestiku kuivmass ning korrutati lämmastiku protsendiga, saades kogu lehestikus sisalduva lämmastiku (g). Konkreetse puu lehtede pinnaühikus sisalduva keskmise lämmastikuhulga (mg/cm²) leidmiseks jagati kogu lehestiku lämmastikuisaldus (g) lehestiku pindalaga (cm²) ning teisendati ühikutesse mg/cm² parema jälgitavuse huvides.

2.3. Andmete statistiline analüüs

Esisalgne andmetöötlus toimus programmiga Exel (Microsoft Corp., USA) statistilised analüüsid viidi läbi kasutades programmi R 3.0.2 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). Tüve juurdekasvu, lehestiku pindala, kogu puu biomassi, kogu lehestiku lämmastikuhulga ja lehe lämmastikuisalduse võrdluseks erinevate töötluste vahel kasutati kahefaktorilist variatsioonanalüüsi (ANOVA). Normaaljaotuse eelduse testimiseks kasutati Shapiro-Wilksi testi ja jääkide homogeensuse kontrollimiseks Levene testi. Juhul kui eeldused ei olnud täidetud logaritmiti väärtused. Kahefaktorilise ANOVA jaoks valiti katse jooksul 4 mõõtmiskuupäeva, mis jaotusid ühtlaselt üle katseperioodi. Huvipakkuvatel juhtudel on täpsemate erinevuste leidmiseks kasutatud Tukey testi.

Leidmaks lehtede SPAD'i väärtuse ja lämmastiku protsendi vahelist suhet, arvutatud ja tegeliku lehepindala seost ning lehepinna ja massi vahelist suhet kasutati regressioonanalüüsi. Lisaks kasutati regressioonanalüüsi, et uurida väetamisel lisatud lämmastiku ja lehtede kogulämmastiku seost. Võrdlemaks erinevusi aurumises väetamise järgselt ja siis, kui taimi ei väetatud kasutati t-testi sõltuvate valimite võrdlemiseks, samuti kasutati t-test UV kiirguse mõju hindamisel.

Töötluste võrdlus toimus järgnevalt:

- Ultraviolettkiirguse mõju: võrreldi väetamata puid kambris 3 ja kambris 1, mille kasvutingimused erinesidki ainult UV kiirguse poolest.
- Väetamise ja õhuniiskuse mõju: puud kambritest 2 ja 3
- Lehtede märgumise ja mullaniiskuse mõju: puud kambritest 0 ja 1

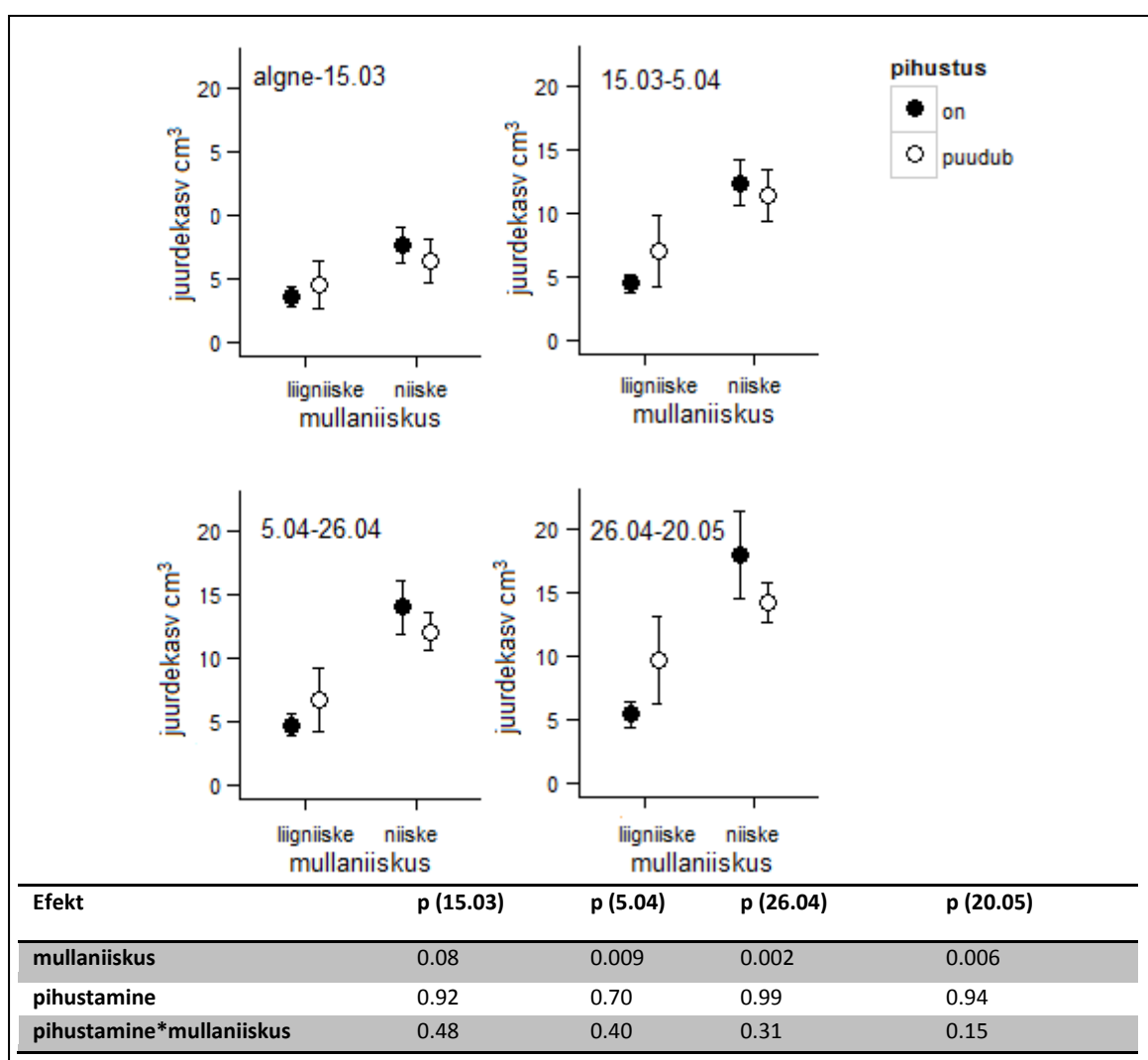
Transpiratsiooni mõõtmise osas on ära toodud ainult kambrite 2 ja 3 analüüs (transpiratsioon väetamise ja õhuniiskuse eri tasemetel), kuna teiste kambrite analüüsil ei olnud ANOVA eeldused täidetud. Võrdlemaks, kas väetatud puude transpiratsioonid erinevad väetamispäevadel ja väetamata päevadel, analüüsiti eraldi kord nädalas väetatud puid ja kolm korda nädalas väetatud puid.

3. Tulemused

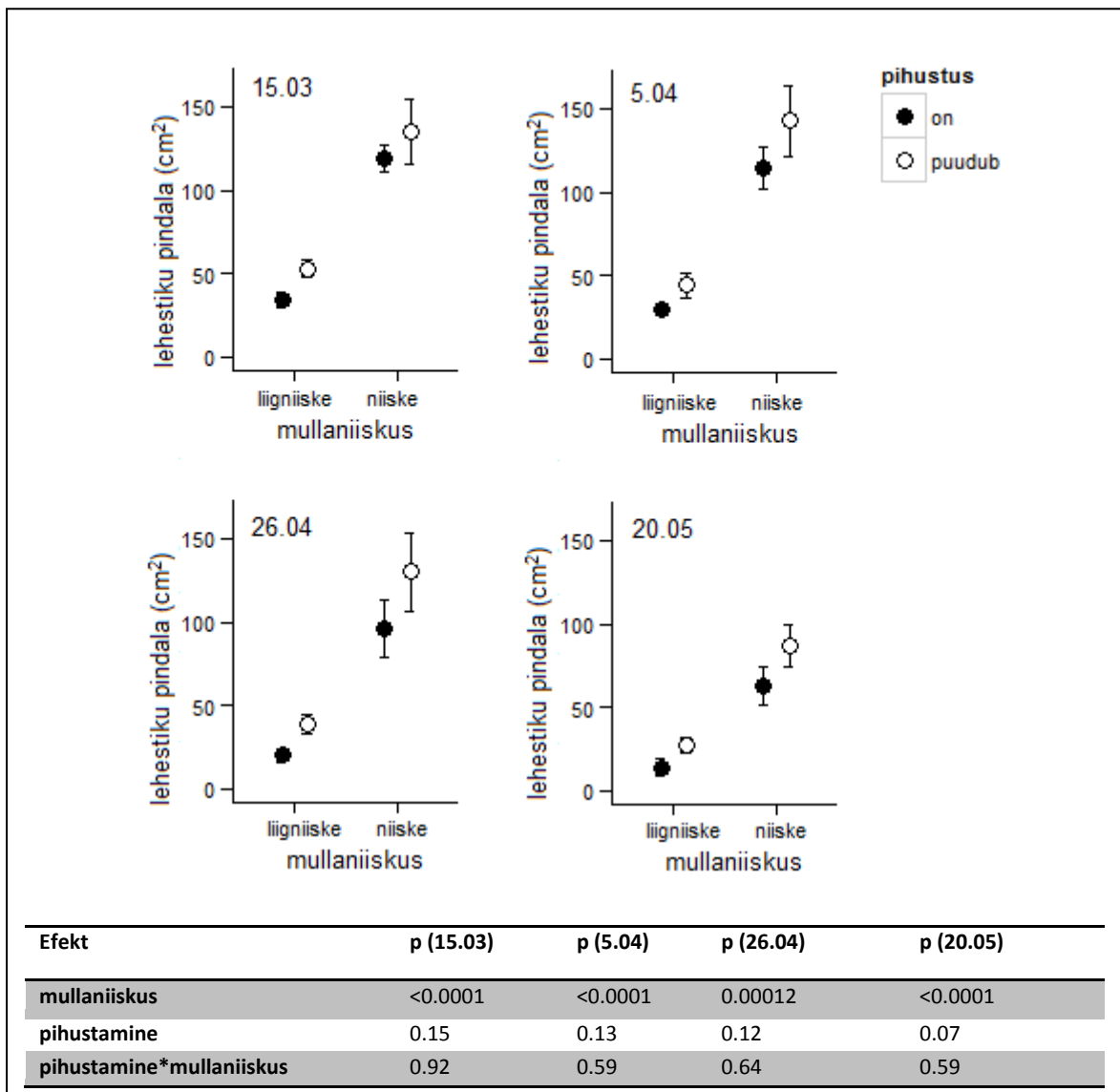
3.1. Mullaniiskuse ja pihustamise mõju

Mullaniiskuse mõju ilmneb aprilli alguses ja on püsiv kuni katse lõpuni. Mulla kõrgemal niiskusel (80% veemahutavusest) on puude juurdekasv oluliselt väiksem kui madalamal (60% veemahutavusest) mulla niiskuse tasemel. Kuna sarnast suhet katse alguses ei tuvastatud (15.03 mullaniiskus $p > 0,05$), siis võib väita, et erinevus on tingitud töötlustest.

Pihustamise peamõju ega interaktsioon mullaniiskusega ei ole statistiliselt olulisel määral erinevad. Kogu puu biomass on samuti sõltuv ainult mullaniiskusest (kahefaktoriline ANOVA : $p < 0,0001$)

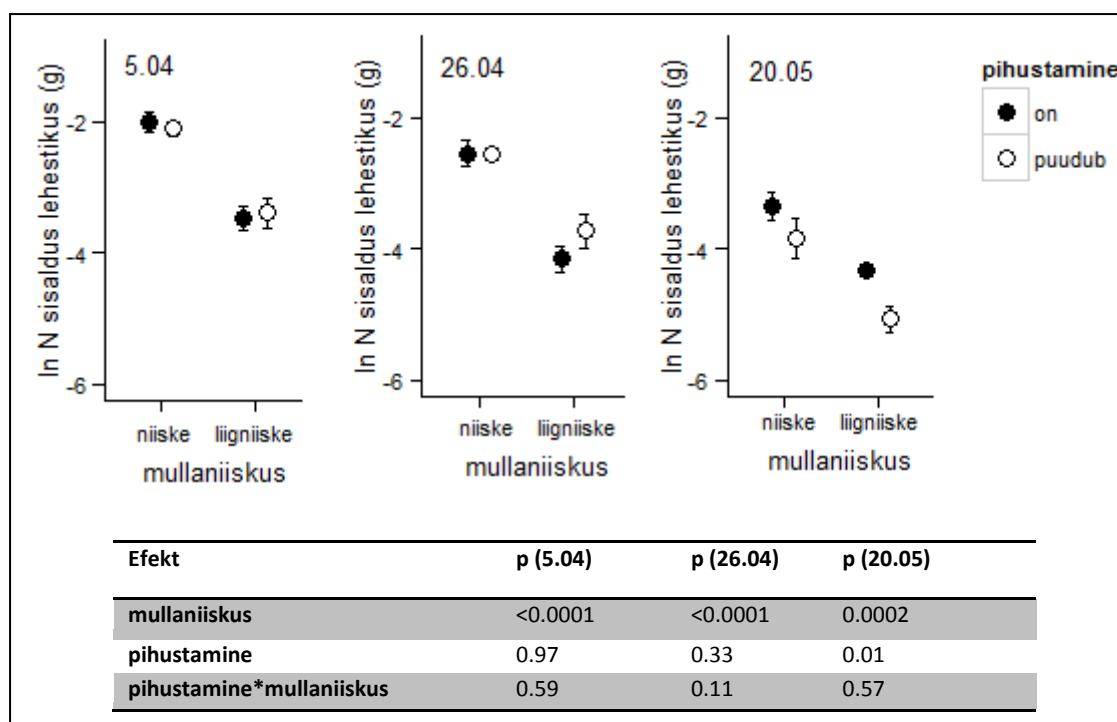


Joonis 1. Lehtede märgumise ja mulla veesisalduse mõju arukase tüve ruumala juurdekasvule (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.



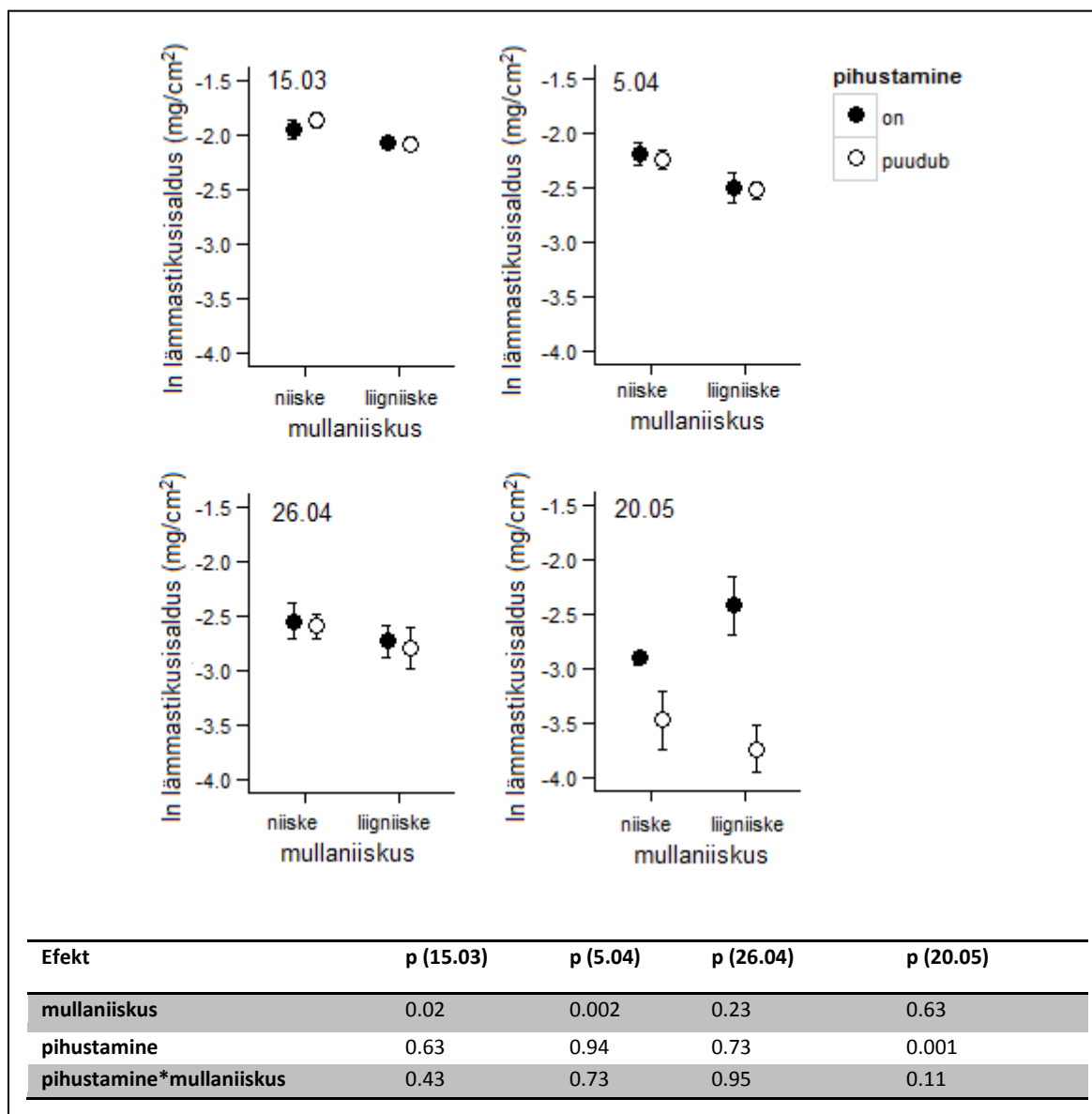
Joonis 2. Lehtede märgumise ja mullaniiskuse mõju kogu lehestiku pindalale (cm²) punga kohta (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

Lehestiku pindala on kogu katse vältel oluliselt sõltuv mullaniiskusest - madalama niiskuse juures kasvanud taimede lehepind oli oluliselt suurem kui kõrgel mullaniiskusel kasvanutel. Algsed lehepindalad (22.02) statistiliselt olulisel määral ei erinenud. Pihustamise olulist mõju lehestiku pindalale ei ilmne, kuigi kogu katse vältel on märgatav trend pihustamata puude suurema lehepinna suunas.



Joonis 3. Lehtede märgumise ja mullaniiskuse mõju logaritmitud kogu puu lehestiku lämmastiksisaldusele (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

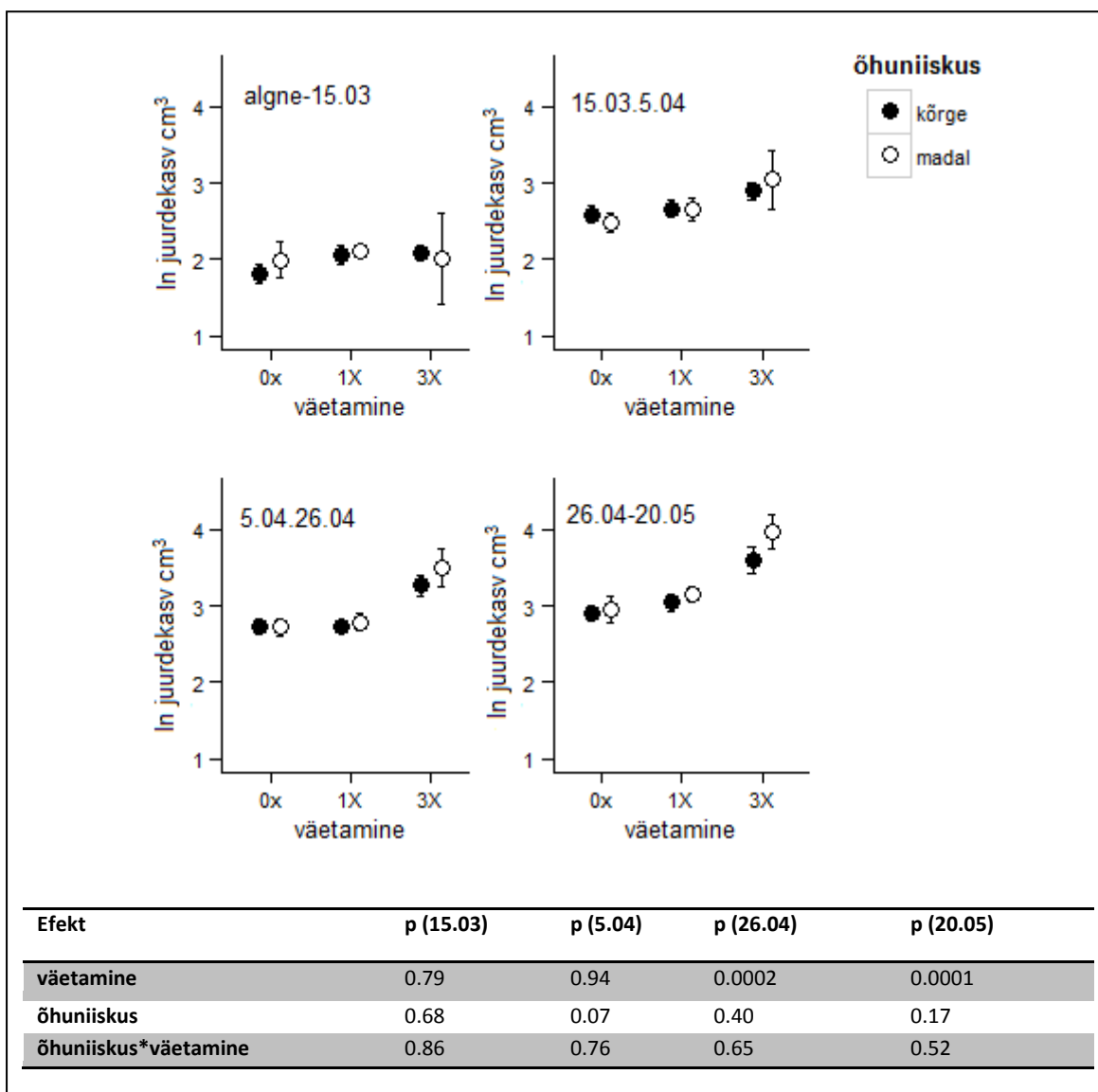
Juba varakult ilmneb kõrge mullaniiskuse negatiivne mõju lehtede lämmastiksisaldusele. Pihustamise mõju lehestiku lämmastiksisaldusele ilmneb alles katse lõpus, kuid ilmneb hoopis, et pihustatud puude lehestiku lämmastiksisaldus on suurem kui pihustamata puudel. Katse lõpus jääb kõigi UV kiirgusega kambris olevatel puudel lehtede lämmastiksisaldus väga väikseks.



Joonis 4. Lehtede märgumise ja mullaniiskuse mõju logaritmitud lämmastikuisaldusele lehepinnaühikus (mg/cm^2) (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

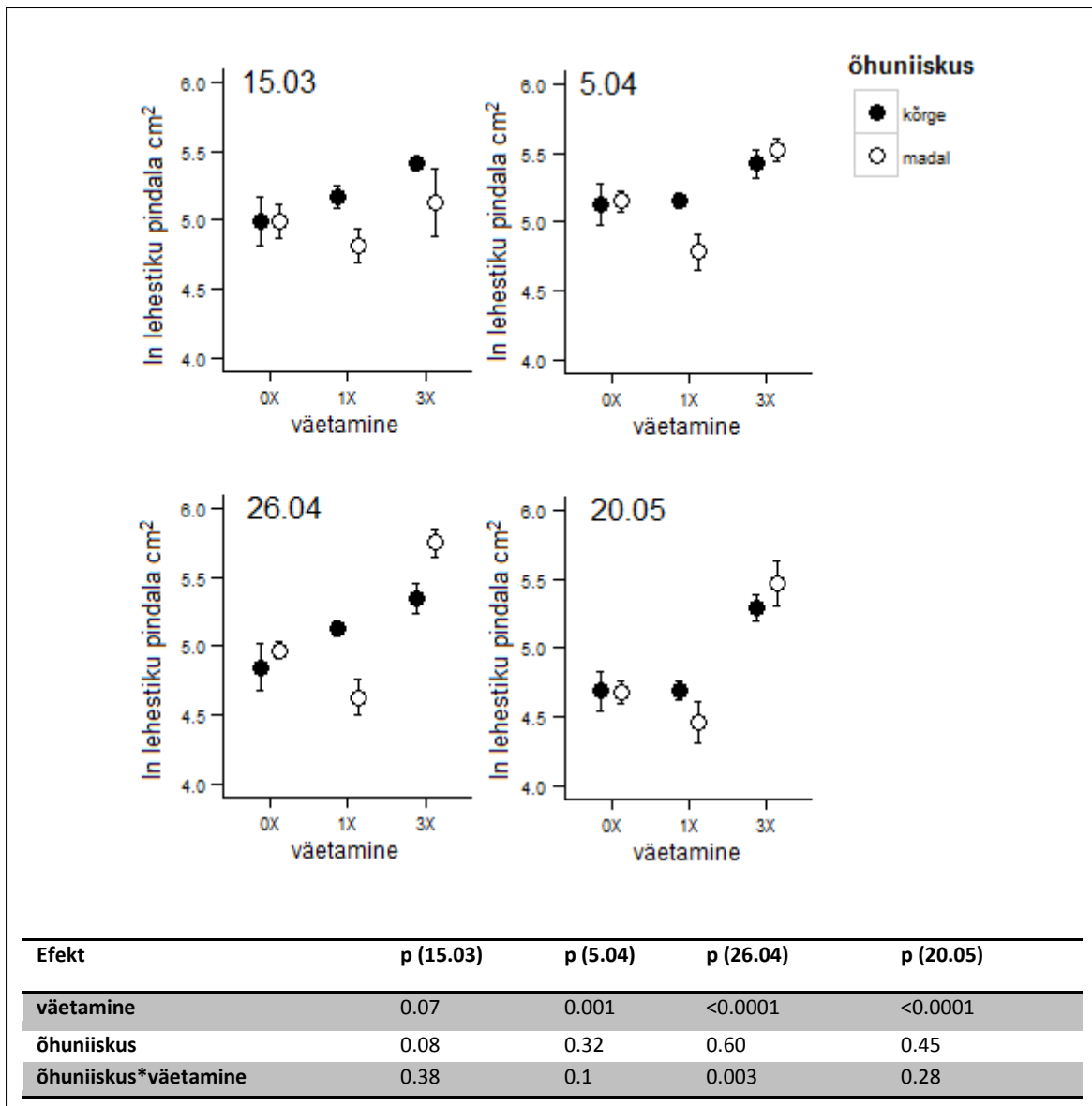
Katse alguses on lehtede lämmastikuisaldus (mg/cm^2) sõltuvuses peamiselt mullaniiskusest, olles normaalsel mullaniiskusel kõrgem kui suure mullaniiskuse juures. Katse lõpuks aga on oluline ka lehtede märgumise mõju – pihustatud puude lämmastikuisaldus lehepinnaühikus on suurem kui pihustamata puudel.

3.2 Õhuniiskuse ja väetamise mõju



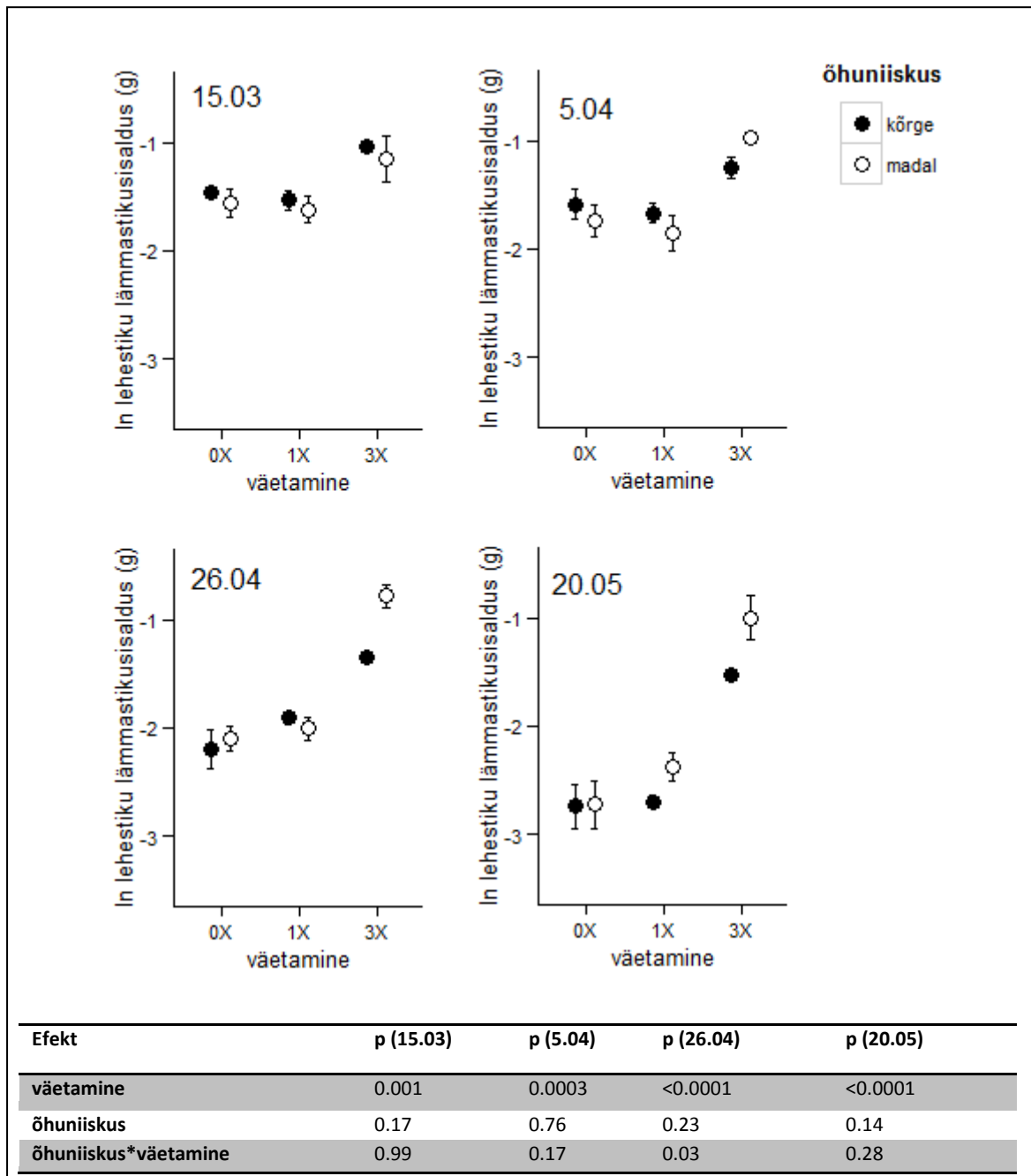
Joonis 5. Õhuniiskuse ja väetamise mõju arukase tüve logaritmitud ruumala juurdekasvule (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

Väetamise mõju ilmneb selgemalt alles katse hilisemas järgus, kus 3 korda nädalas väetatud puude juurdekasv muutub oluliselt suuremaks kui teistel. Kusjuures ei ole selget erinevust kord nädalas väetatud ja väetamata puude vahel. Ka kogu puu biomass katse lõpuks sõltub ainult väetamisest (kahefaktoriline ANOVA: $p < 0,0001$)



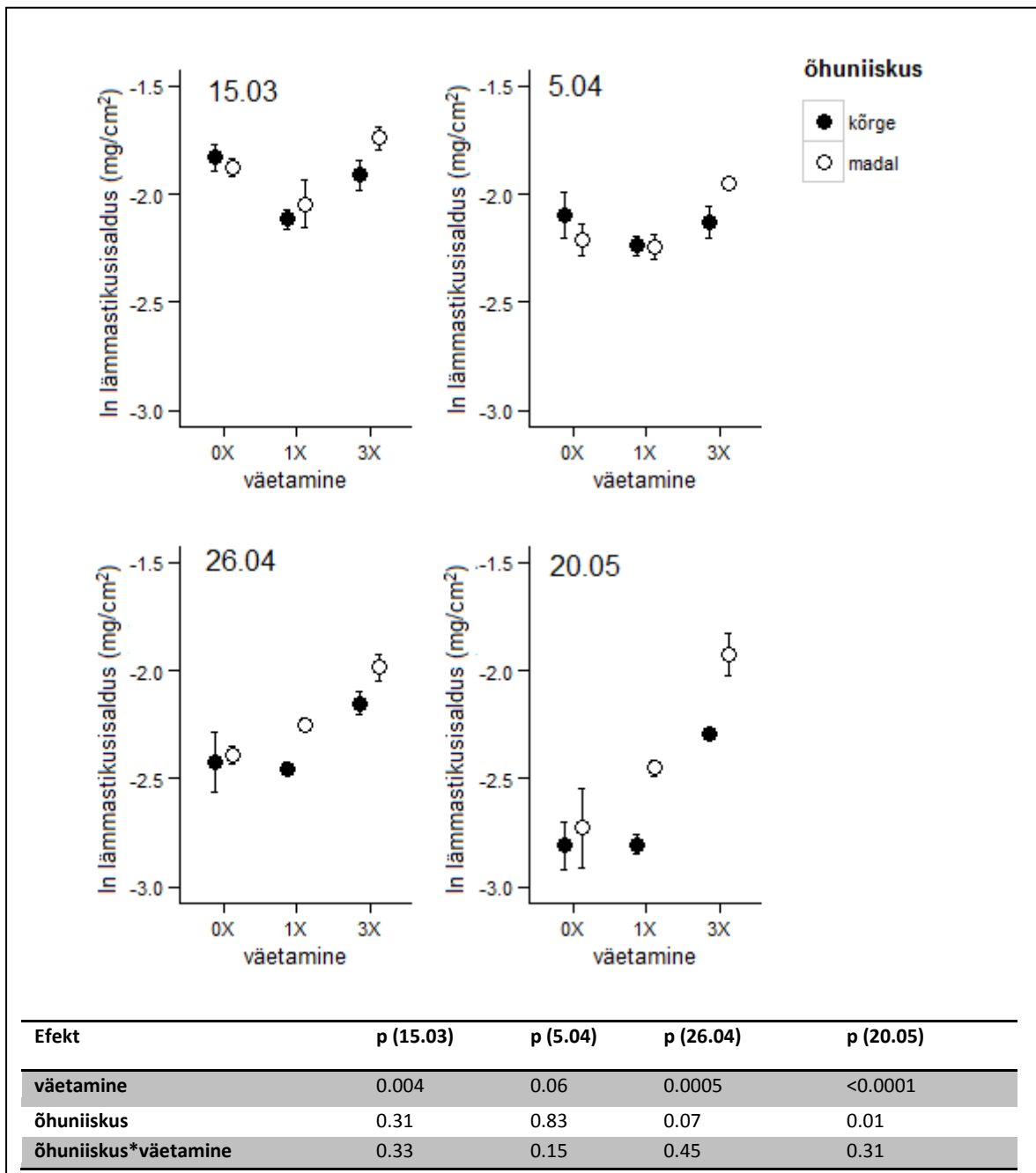
Joonis 6 Õhuniiskuse ja väetamise mõju kogu lehestiku logaritmitud pindalale (cm^2) punga kohta (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

Sarnaselt eelnevate analüüsidega on väetamisel oluline mõju ka puude lehepinna suurusele. Sealjuures väetamata ja kord nädalas väetatud puude lehepinna suuruse vahel olulist erinevust ei ole, kuid mõlemad erinevad oluliselt 3 korda nädalas väetatud puude lehepinnast. Õhuniiskusel ei ole kogu katse vältel olulist peamõju kogu puu lehepinnale, kuid aprilli lõpus esineb koosmõju väetamise ja õhuniiskuse vahel: kõrges õhuniiskuses kasvanud ja kord nädalas väetatud puude lehestiku pindala on olulisel määral suurem (Tukey test $p=0.049$) madalas õhuniiskuses kasvanud aga samuti kord nädalas väetatud puude omast. Algselt (22.02. mõõtmisel) erinevust kord nädalas väetatud aga erinevas õhuniiskuses kasvanud puude vahel ei olnud (Tukey test $p=0.99$).



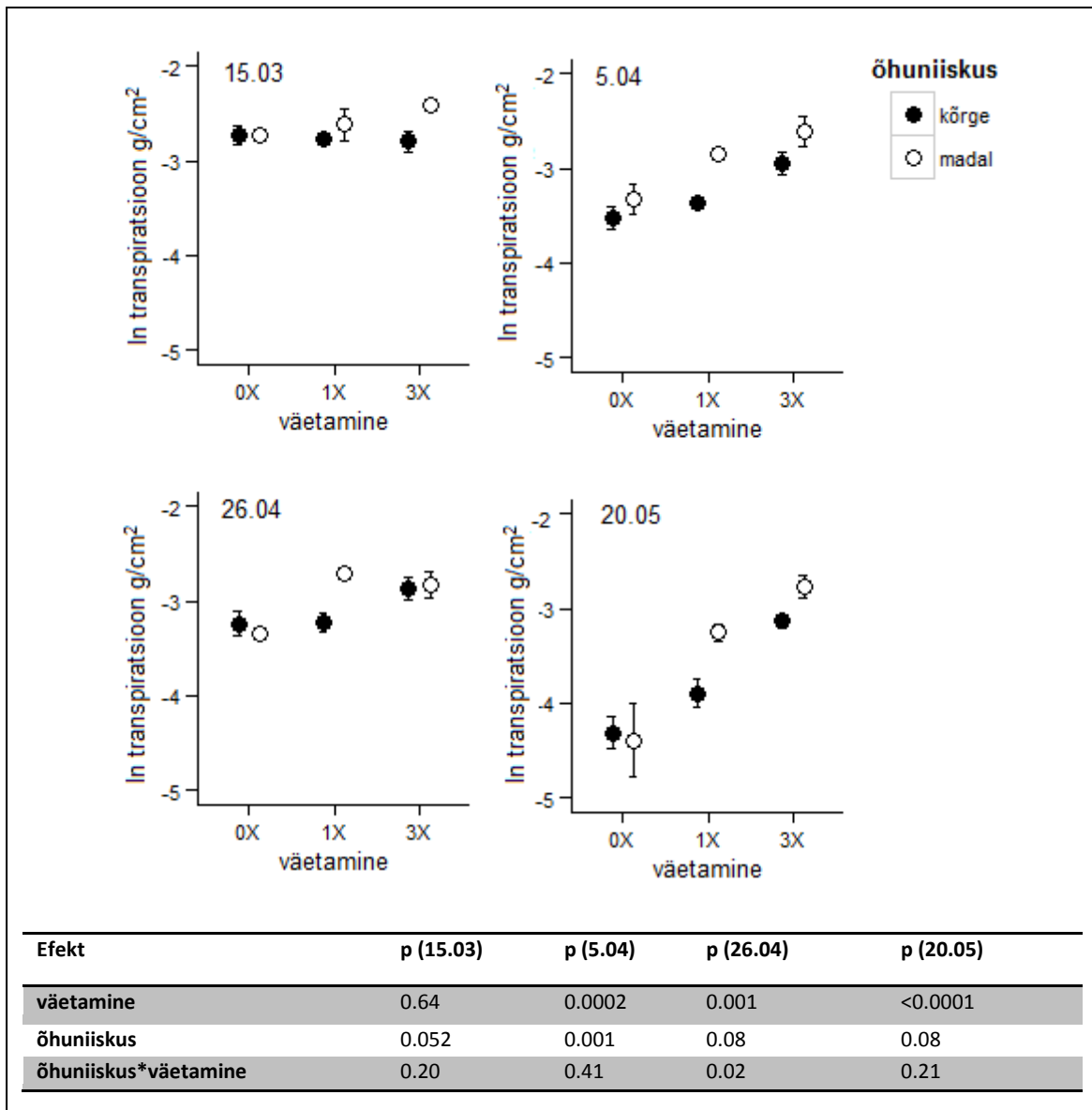
Joonis 7. Õhuniiskuse ja väetamise mõju kogu lehestiku logaritmitud lämmastikuisaldusele (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

Lehtede lämmastikuisalduse puhul ilmneb väetamise positiivne mõju juba üsna katse alguses ning see on püsiv kuni katse lõpuni. Katse lõpupoole on märgatav ka erineva õhuniiskuse mõju –aprilli lõpus on madalas õhuniiskuses kasvanud ja 3 korda nädalas väetatud puude lehestiku lämmastikuisaldus oluliselt suurem kui kõrges õhuniiskuses kasvanutel (Tukey test $p=0.03$).



Joonis 8. Õhuniiskuse ja väetamise mõju lehestiku logaritmitud lämmastikuisaldusele lehepinnaühikus (mg/cm^2) (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispaevadel.

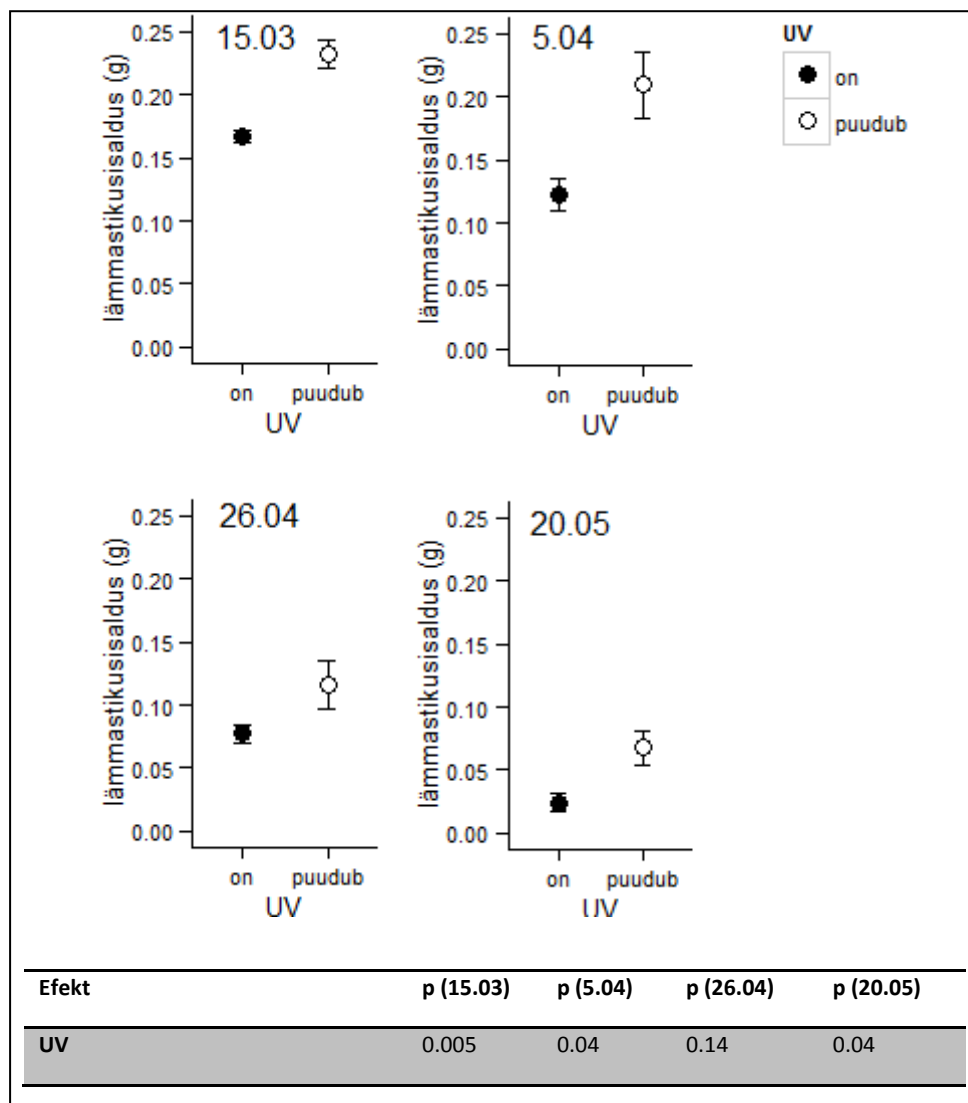
Kogu katse vältel on väetamisel oluline mõju lehtede lämmastikuisaldusele (mg/cm^2), kuid madala õhuniiskuse positiivne mõju lehtede lämmastikuisaldusele avaldub alles katse lõpuks.



Joonis 9. Õhuniiskuse ja väetamise mõju logaritmitud transpiratsioonivoo tihedusele (\pm standardvea hinnang) ning tabelina kahefaktorilise variatsioonanalüüsi (ANOVA) olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

Väetamisel transpiratsiooni suurendav mõju muutub oluliseks aprillis ning mõju on nähtav katse lõpuni. Aprilli alguses on oluline ka vahe väetamata ja kord nädalas väetatud puude transpiratsioonis (Tukey test $p=0,02$), samuti avaldub aprilli jooksul madalamal õhuniiskusel transpiratsiooni suurendav toime kord nädalas väetatud taimedel (Tukey test 5.04: $p=0,006$; 26.04 $p=0,02$). Aprilli lõpus, aga ei erine oluliselt enam kord nädalas ja kolm korda nädalas väetatud puude transpiratsioon. Kogu katse lõikes on oluliselt erinev transpiratsioon väetamispäevadel ja väetamata päevadel neil puudel, mida väetati kolm korda nädalas (t-test $p=0,003$), kuid mitte kord nädalas väetatud puudel (t-test $p=0,23$).

3.3. Ultraviolettkiirguse mõju

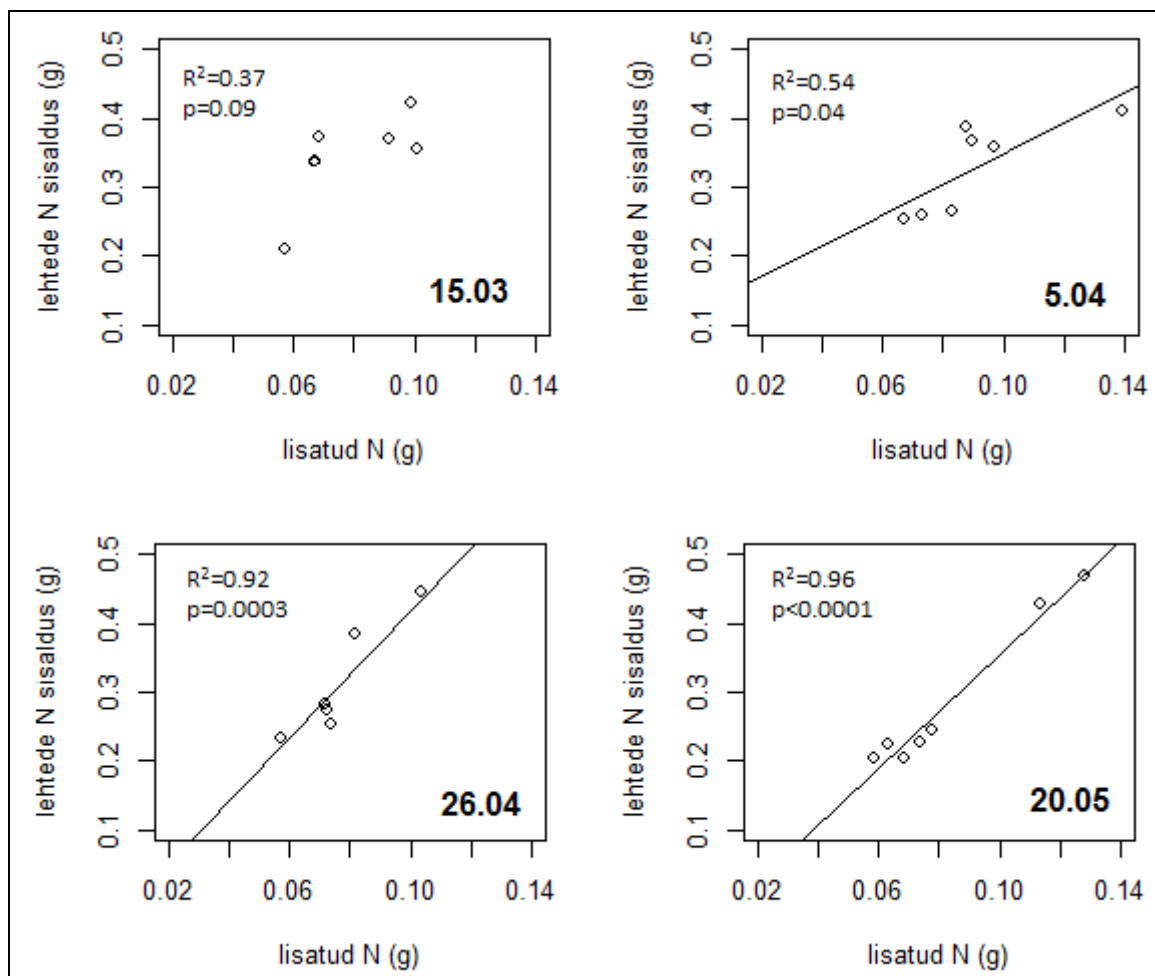


Joonis 10. UV kiirguse mõju kogu puu lehestiku lämmastikuisaldusele (\pm standardvea hinnang) ning tabelina t-testi olulisustõenäosuse (p) väärtused erinevatel mõõtmispäevadel.

UV kiirguse negatiivne lehtede lämmastikuisaldusele on nähtav kogu katse vältel, olles küll 26.04 mõõtmisel statistiliselt mitteoluline.

UV kiirguse mõju lämmastikuisaldusele lehepinnaühikus (mg/cm^2) on nähtav alles katse lõpus (20.05 $p=0.04$), eelnevatel mõõtmiskuupäevadel on erinevused statistiliselt mitteolulised. Lehestiku pindalale ega tüve juurdekasvule ühelgi vaadeldud kuupäeval UV kiirgusel olulist mõju ($p > 0.05$) ei olnud.

3.4 Lisatud lämmastiku ja lehestiku lämmastikuisalduse seos



Joonis 11. Seos mulda lisatud lämmastiku ja lehestiku lämmastikuisalduse vahel (3 korda nädalas väetatud puudel).

Kolm korda nädalas väetatud puudel katse alguses seos kastmisveega lisatud lämmastiku ja lehtede lämmastikuisalduse vahel puudub, kuid juba aprilli alguses on näha selge positiivne seos lisatud lämmastiku ja lehtede lämmastikuisalduse vahel ($p=0,0127$, $R^2=0,69$). Katse lõpuks on seos väga tugev ($R^2=0,96$).

Kord nädalas väetatud puudel seost lehtede lämmastikuisalduse ja lisatud lämmastiku hulga vahel ei esinenud.

4. Arutelu

4.1. Mullaniiskuse ja lehtede märgumise mõju

Suurel mullaniiskusel (80% mulla veemahutavusest) oli puude tüve juurdekasvu, lehestiku pindalale ja kogu lehestiku N hulga negatiivne mõju, see tulenes ilmselt mullas tekkinud hapnikupuudusest. Seoses üleujutatud mullaga on paljudel puittaimedel täheldatud võsude kasvu, tüve juurdekasvu vähenemist, lehtede langemist aga ka juurte hävimist (Kozlowski, 1997). Madalam mullaniiskusest (60% mulla veemahutavusest) oli arukase kasvuks soodsam. Ka varasemates töödes on näidatud, et 60% mullaniiskuse tõenäoliselt mullas hapnikupuudust ei tekita. (Possen et al., 2011) Hüpoksia tingimustes kulutab juurte hingamine oluliselt rohkem fotosünteesiprodukte, kuna ATP sünteesi saagis on oluliselt väiksem (Gibbs & Greenway, 2003), lisaks on hapnikupuuduses häiritud ka juurte lämmastiku omastamise võime (Kreuzwieser et al., 2009) seega oli ilmselt antud katses põhiline arukase kasvu pärssiv faktor juurte hapnikuvaegusesse jäämine ning selle tagajärjed. Varasemates juurte hüpoksiaga tegelevates töödes on sarnaselt antud katsega täheldatud biomassi vähenemist mitmetel liigniiskes mullas kasvavatel puittaimeliikidel (Kamaluddin et al., 2002) kuid on ka saadud, et seoses tugevalt liigniisketele kasvukohtadele kohastumisega biomass ei vähene (Kreuzwieser et al., 2009). Lisaks on varasemast teada, et paljud perekonna *Betula* liigid ei talugi hästi liigniiskust (Niinemets & Valladares, 2006). Samuti on antud katsele iseloomulik kogu kasvuperioodi kestel liigniiskuse, mis hüpoksia efekti ilmselt süvendab.

Pihustamisest tuleneva lehtede märgumise mõju tuli välja ainult seoses lehtede lämmastiksisaldusega, olles katse lõpuks oluline nii kogu lehestiku lämmastiksisalduse kui lehepinnaühikus sisalduva lämmastiku puhul. Mõlemad olid üldiselt suuremad madalama mullaniiskuse juures, näidates et 80% mullaniiskuse on kase jaoks optimaalsest oluliselt suurem. Samuti on võimalik, et hüpoksia tingimustes kasvanud puud on hakanud lehtedest lämmastikku varem välja viima, sest üks juurte hapnikupuuduse tagajärgi on ka lehtede varasem mahalangemine (Kozlowski, 1997). Huvitav on lehtede märgumise mõju lehestiku lämmastiksisaldusele ja N sisaldusele lehepinnaühikus, mis on liigniiske mulla korral pihustatud puudel kõrgem kui pihustamata puudel. See võib viidata ka pihustatud puude lehtede hilisemale langemisele, mistõttu on pihustamata puude lämmastiksisaldus muutunud madalamaks, kuna on alanud juba lämmastiku

retranslokatsioon. Varasemalt on näidatud, et suurema õhuniiskuse (ja lehtede märgumise) tingimustes on lehtede eluiga pikem ning selle põhjuseks võib olla suurem antotsüaniini sisaldus lehtedes (Godbold et al., 2014). Tsütokiniinid üldisemalt ongi taimehormoonid, mida seostatakse võsu arengu määramisega, sealhulgas suured tsütokiniinide kontsentratsioonid lehtedes lükkavad edasi nende mahalangemist (Yong et al., 2000).

Madalama mullaniiskuse juures pihustamise mõju oluline ei olnud, Pole võimatu, et hüpoksia puhul esines lehtedes peale lämmastikupuuduse ka veepuudus, mida pihustamine leevendada võis, aga seda võimalust meie katses ei kontrollitud. Kokkuvõtteks võiks järeldada, et põhiliselt on antud katse osas mõju just liigsel mullaniiskusel, mis jätab juured hapnikuvaegusesse ning seetõttu on häiritud ka toitainete omastamine.

4.2. Õhuniiskuse ja väetamise mõju

Varasemates uurimustes on leitud, et arukask kiirekasvulise liigina on väga tundlik mulla lämmastikuisaldusele - mida rohkem on lämmastiku seda suurem on ka lehestiku pindala ning lehestiku lämmastiku kontsentratsioon (Uri et al., 2007). Väetamisel oli oluline mõju kõigile katses uuritud näitajatele, kusjuures enamikel juhtudest ei olnud olulist erinevust kord nädalas väetatud puude ja väetamata puude vahel. On tõenäoline, et alles kolm korda nädalas väetamise korral jõuab mulla lämmastikuisaldus nii kõrge kontsentratsioonini, et lisaks kõrge afiinsusega nitraatiooni transporterile (HATS) aktiveeritakse ka madala afiinsusega transportsüsteem (LATS), mis funktsioneerib mulla suurema lämmastikuisalduse juures ja võimaldab rohkem lämmastiku omastada (Miller et al., 2007). Väetamise olulist mõju just kolm korda nädalas väetatud puude puhul näitab ka seos väetatud puude lehestiku lämmastikuisalduse ja lisatud lämmastiku hulga vahel, mis katse käigus muutub tugevamaks. Samasugust seost kord nädalas väetatud puude lehestiku lämmastikuisalduse puhul ei olnud.

Väetamise positiivne mõju tüve juurdekasvule on märgatav alates katse teisest poolest. On loogiline, et mõjud tüve juurdekasvule võtavad kauem aega ning mõjud lehestikule on kiiremini nähtavad. Sarnased on tulemused ka uurimustöös suuremate arukaskedega, kus samuti leiti seos tüve juurdekasvu ja mulla lämmastikuisalduse vahel (Uri et al., 2007). Samuti leiti, et nelja kiirekasvulise puuliigi (*Pinus taeda* L.- tõrvikumänd,

Pinus elliottii Engelm.- Ellioti mänd, *Liquidambar styraciflua* L.- ameerika ambrapuu, *Platanus occidentalis* L. - lääneplaatan) tüve juurdekasvu mõjutab lämmastiku kontsentratsioon mullas (Cobb et al., 2008), kuid katsed teiste lehtpuuliikidega (*Acer rubrum* L. - punane vaher, *A. saccharum* Marshall - suhkruvaher, *Quercus alba* L. - valge tamm, *Q. velutina* Lam. - sametjas tamm, *Q. rubra* L. - punane tamm, *Prunus serotina* Ehrh., nom. cons. - hilistoomingas, *Fagus grandiflora* Ehrh. – ameerika pöök, *Betula papyrifera* Marshall - paberikask) sarnast seost ei leidnud (Kobe et al., 2010). Õhuniiskusel puudus meie kasvukambrikatses oluline mõju tüve juurdekasvule, vastupidiselt tulemustele õhuniiskusega manipuleerimise välieksperimendis (FAHM), kus niiskem õhk mõjus puude kasvule negatiivselt. Siinkohal on aga oluline erinevus suurema õhuniiskuse saavutamisel: kui välieksperimendis kaasneb õhuniiskuse suurenemisega ka mõningane lehtede märgumine (Tullus et al., 2012), siis antud katses väetamise ja õhuniiskuse mõjude uurimises tõsteti õhuniiskust kasvukambris lehestikku märgamata.

Lehestiku pindala sõltus oluliselt väetamisest kogu katse jooksul ning õhuniiskuse peamõju ei olnud oluline. Katse lõpuosas (26.04 mõõtmisel) on oluline väetamise ja õhuniiskuse koosmõju: lehestiku pindala kord nädalas väetatud puudel kõrges ja madalas õhuniiskuses on oluliselt erinev. Kõrgemal õhuniiskusel võib olla positiivne mõju lehepinna (Leuschner, 2002; Nejad & van Meeteren, 2005).. Katse viimasel mõõtmisel (20.05) koosmõju küll enam oluline ei ole, kuid selle põhjuseks on ilmselt lehtede langemise erinev dünaamika eri töötlustes, sest maksimaalse lehepinna saavutasid kõik puud 26.04 mõõtmisteks ning pärast seda hakkas kõigi puude lehestiku pindala vähenema.

Kogu lehestiku lämmastiksisalduse puhul on samuti põhiline väetamise mõju, mille positiivne efekt püsib kogu katse vältel. Koosmõju õhuniiskuse ja väetamise vahel on taaskord oluline 26.04 mõõtmisel, kui lehestiku pindala on maksimaalne. Siinkohal on aga erinev kolm korda nädalas väetatud puude lämmastiksisaldus, mis on suurem madalas õhuniiskuses ja väiksem kõrges õhuniiskuses. See on kooskõlas massivoolu teooriaga – väiksem õhuniiskus võimaldab suuremat transpiratsiooni, mis aitab ka mullast rohkem toitaineid omastada (Miller & Cramer, 2005; Cramer et al., 2009). Samuti on näidatud rohttaimede näitel, et kõrgema VPD juures on lehtede lämmastiku ja teiste toitude sisaldus suurem (Leuschner, 2002). Katsest selgub, et väetamine on oluliselt transpiratsiooni mõjutav tegur ning õhuniiskuse mõju transpiratsioonile on oluline pigem

vähem väetatud puude puhul. Ka t-testi tulemused transpiratsiooni kohta väetamata ja väetatud päevadel näitavad olulist erinevust kolm korda väetatud puude puhul aga mitte kord nädalas väetatud puudel. Kui aga kõrge õhuniiskuses vähendab transpiratsiooni nagu on näidatud arukaskedel õhuniiskusega manipuleerimise välieksperimentis (FAHM), kus ksüleemivool väheneb suurenenud õhuniiskuses kuni 30% (Kupper et al., 2011), siis võib väheneda ka toitainete massivoolu abil mullast omastamise efektiivsus (Cramer et al., 2009). See võib kindlasti olla arukaskede, kui kiirekasvuliste ja lämmastikulembeste (Uri et al., 2007; Possen et al., 2011) puude kasvu piiravaks teguriks. Antud katses lehtede märgumise mõju transpiratsioonile ei uuritud kuna tulemused ka transformeerimisel ei vastanud analüüsi eeldustele. Edaspidiselt võiks uurida lehtede märgumise ja väetamise koosmõjusid põhjalikumalt, sest antud katses olid kõik väetatud puud pihustamistöötluseta.

Ka lehepinnaühikus sisalduvale lämmastikule on väetamise positiivne mõju vaadeldav kogu katse jooksul, kuid katse lõpuks on kuivemas õhus kasvanud puude lämmastiksisaldus (mg/cm^2) oluliselt kõrgem kui niiskemas õhus kasvanutel. See võib samuti toetada hüpoteesi, et suurema transpiratsiooni tõttu on puul võimalik rohkem lämmastiku omastada (Cramer et al., 2009). Samas ei taga meie katses lehtede suurem lämmastiksisaldus kuiva õhu puhul puude suuremat juurdekasvu.

4.3. Ultraviolettkiirguse mõju

Uurides UV kiirguse mõjusid taimedele on oluline luua sellised eksperimentaalsed tingimused, mis vastaksid võimalikult täpselt sellele, mis toimub looduses. Kui taimi kasvatatakse kõrgema UV kiirguse juures, siis peab ka PAR olema vastavalt suurem, vastasel korral on lihtne ülehinnata UV-B kiirguse mõjusid, sest nii kõrgel PAR-il kui UV-A kiirgusel on oluline osa UV-B kiirguse vastaste mehhanismide aktivatsioonis. (Ibdah et al., 2002; Krizek, 2004) Antud katses oli PAR üsna hästi vastavuses sellega, milline võiks olla kiirgushulk looduslikes tingimustes (Morales et al., 2010), samuti said taimed UV-A kiirgust, kuid UV-B kiirguse hulk oli väiksem kui looduslikes tingimustes, seega võivad tegelikud UV kahjustused olla ulatuslikumad, kui katsest selgus. Samas on ka varasemad katsed näidanud, et noortel arukaskedel on hästi arenenud kohastumused UV kiirguse vastaseks kaitseks. Keski-Saari et al. (2005) katses näidati, et 50% kõrgema UV kiirguse hulga juures suurenes küll kaitset pakkuvate ühendite kontsentratsioon lehtedes, kuid ei muutunud oluliselt idandite biomass. Samuti ei olnud oluline mulla lämmastiksisalduse

ja UV kiirguse koosmõju. Lisatud lämmastik küll suurendas biomassi, kuid ei muutnud taimede reaktsiooni suurenenud UV kiirgusele (Keski-Saari et al., 2005). Ka antud katses ei leitud, et UV kiirgus oleks olulisel määral muutnud puude juurdekasvu või lehestiku pindala. Küll aga oli UV kiirgusel mõju lehestiku lämmastiksisaldusele, mis UV kiirgusega kambris kasvanud taimedel oli väiksem kui ainult nähtava valguse spektris kasvatatud taimedel, va aprilli lõpu (26.04) mõõtmisel, kus mitteoluline tulemus võib olla põhjustatud sellest, et UV-ta kasvatatud taimede lämmastiksisaldus oli väga varieeruv. Lämmastiksisalduse vähenemine UV kiirgusega seoses viitab UV kiirguse negatiivsele mõjule pikema aja jooksul – UV kiirguses kasvanud puud võivad olla rohkem stressis, mis kiirendab lehtede vananemist mistõttu puud hakkavad tõenäoliselt varem lämmastikku lehtedest välja viima.. Kõik mullaniiskuse ja pihustamise töötluse puud said lisaks nähtava valguse spektriosale ka UV kiirgust ning nende lämmastiksisaldus muutus katse lõpuks väga väikeseks, siis võib see olla märgiks UV kiirguse kahjulikust mõjust.

Samuti on varasemates töödes leitud, et UV-A spektriosa, mida puud ka antud katses põhiliselt said, võib olla fotosünteesiaparaati kahjustav (Vass et al., 2002).

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida kuidas mõjutab mulla lämmastiksisaldus ning atmosfääri- ja mullaniiskus arukase kasvu ja lämmastiku omastamist kontrollitud keskkonnaga tingimustes. Lisaks analüüsisin ka ultraviolettkiirguse mõju uuritavatele tunnustele.

Katse põhitulemused:

- Mulla liigniiskus takistab oluliselt toitainete omastamist ja põhjustab puude biomassi, juurdekasvu ja lehestiku pindala vähenemist.
- Pihustamise (lehtede märgumise) mõju on vähem oluline, kuid katse lõpuks on lehestiku lämmastiksisaldus ning lämmastiksisaldus lehepinnaühikus suurem just pihustatud puudel.
- Väetamine suurendab biomassi ja juurdekasvu, kuid oluline on ka lisatava lämmastiku hulk (väetamise sagedus). Vähene lämmastiku lisamine (väetamine 1 kord nädalas) kasvu oluliselt ei mõjuta.
- Lehestiku lämmastiksisalduse kujunemisel on väetamisel oluline koosmõju õhuniiskusega: madalam õhuniiskus võimaldab omastada rohkem lämmastikku.
- Väetamine põhjustab transpiratsioonivoo tiheduse suurenemist. Sealjuures vähene lämmastiku lisamine olulist mõju ei oma, kuid suurema N hulga lisamisel transpiratsioon suureneb oluliselt, mis viitab õhulõhede juhtivuse suurenemisele.
- Ultraviolettkiirgus (UV-A) arukase biomassile ega tüve juurdekasvule olulist negatiivset mõju ei avaldanud, küll aga vähenes oluliselt lehestiku lämmastiksisaldus.

Katsest selgub, et kõik uuritud keskkonnafaktorid mõjutavad arukase kasvu või lämmastiku omastamist, kuid antud juhul on kõige selgem mullaniiskuse negatiivne ja väetamise positiivne mõju. Samuti on oluline koosmõju mulla toitainetesisalduse ja õhuniiskuse vahel, mis võib prognoositava õhuniiskuse suurenemise tõttu kujuneda oluliseks arukase kasvu mõjutavaks teguriks. Kindlasti vajakski edasist uurimist õhuniiskuse ja lehtede märgumise ning mulla toitainetesisalduse seosed.

The impact of environmental factors on the growth and nitrogen acquisition of silver birch in experimental conditions

Liisa Kübarsepp

Summary

The climate change models predict more precipitations alongside with higher atmosphere humidity for Northern Europe. Therefore it is important to gain more knowledge about the influence of air humidity and soil nutrient content on plant growth. For the current experiment silver birch (*Betula pendula* Roth.) saplings were used. Birch is a fast growing pioneer tree species that also has a significant economical importance.

The main aims of the current study were: 1) to explore the influence of air humidity on nutrient acquisition at different levels of fertilization; 2) to study if leaf wetting in addition to increased air humidity will decrease the growth of silver birch; 3) to investigate how soil moisture and ultraviolet radiation (UV-A) influence the tree biomass and nitrogen acquisition.

The experiment was held for approximately 4 months in growth chamber conditions where temperature, air humidity, intensity and spectral composition of light were manipulated. Also soil nutrient and moisture conditions were altered.

The results of the experiment suggest that very high soil water content inhibits nutrient acquisition and therefore causes decreased stem growth increment, smaller overall leaf area and reduction in overall biomass. The influence of leaf wetting is less important but increases leaf nitrogen content per leaf area. Fertilization increases growth and biomass, although small increase in nitrogen concentration does not significantly alter growth. Also fertilization and air humidity have an important interaction – lower air humidity enables young silver birches to take up more nitrogen. Furthermore, fertilization causes the transpiration flux to increase in both short and long term scale; however, this effect was detectable only by more frequent fertilization. Finally ultraviolet radiation (UV-A mainly) had no negative impact on silver birch growth nor biomass, although it did decrease the nitrogen content of the tree foliage.

From the experiment it could be concluded that all the examined environmental factors influence either the growth or canopy nitrogen content. In the given study the most pronounced effects are the negative influence of too high soil water content and positive influence of fertilization. Also the interaction between soil nutrient content and air humidity is important due to the influence it can have on the growth of silver birch in the more humid atmosphere conditions in the near future. Therefore the interactions between soil nitrogen content and air humidity (also leaf wetting) need further research.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid Priit Kupperit ja Anu Sõpra nende kannatlikkuse ja suure abi eest. Samuti tänan Gristin Rohulat ja Maarja Kukke abi eest katse läbiviimise juures ning oma sõpru kannatlikkuse ja toetuse eest töö valmimise jooksul.

Kasutatud kirjandus

- Aasamaa K, Sõber A** (2011) Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environ Exp Bot* **71**: 72–78
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (Ted), et al** (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manage* **259**: 660–684
- Bailey-Serres J, Voeseinek L a CJ** (2008) Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu Rev Plant Biol* **59**: 313–39
- Bernal M, Llorens L, Badosa J, Verdaguer D** (2013) Interactive effects of UV radiation and water availability on seedlings of six woody Mediterranean species. *Physiol Plant* **147**: 234–47
- Bolte A, Ammer C, Löf M, Madsen P, Nabuurs G-J, Schall P, Spathelf P, Rock J** (2009) Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scand J For Res* **24**: 473–482
- Bovard BD, Curtis PS, Vogel CS, Su H-B, Schmid HP** (2005) Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiol* **25**: 31–8
- Caldwell MM, Bornman JF, Ballaré CL, Flint SD, Kulandaivelu G** (2007) Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. *Photochem Photobiol Sci* **6**: 252–66
- Cechin I, de Fátima Fumis T** (2004) Effect of nitrogen supply on growth and photosynthesis of sunflower plants grown in the greenhouse. *Plant Sci* **166**: 1379–1385
- Cobb WR, Will RE, Daniels RF, Jacobson M a.** (2008) Aboveground biomass and nitrogen in four short-rotation woody crop species growing with different water and nutrient availabilities. *For Ecol Manage* **255**: 4032–4039
- Colmer T, Voeseinek L** (2009) Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Funct Plant Biol* **665**–681
- Cramer MD, Hawkins H-J, Verboom GA** (2009) The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia* **161**: 15–24
- Cramer MD, Hoffmann V, Verboom GA** (2008) Nutrient availability moderates transpiration in *Ehrharta calycina*. *New Phytol* **179**: 1048–57
- Drew MC, He CJ, Morgan PW** (2000) Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends Plant Sci* **5**: 123–7

- Fordham MC, Harrison-Murray RS, Knight L, Evered CE** (2001) Effects of leaf wetting and high humidity on stomatal function in leafy cuttings and intact plants of *Corylus maxima*. *Physiol Plant* **113**: 233–240
- Garnier E, Salager J, Laurent G, Sonié L** (1999) Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytol* 119–129
- Gibbs J, Greenway H** (2003) Review : Mechanisms of anoxia tolerance in plants . I . Growth , survival and anaerobic catabolism Review : Mechanisms of anoxia tolerance in plants . I . Growth , survival and anaerobic catabolism. **30**: 1–47
- Godbold D, Tullus A, Kupper P, Söber J, Ostonen I, Godbold J a., Lukac M, Ahmed IU, Smith AR** (2014) Elevated atmospheric CO₂ and humidity delay leaf fall in *Betula pendula*, but not in *Alnus glutinosa* or *Populus tremula* × *tremuloides*. *Ann For Sci*.
- Gorska A, Ye Q, Holbrook NM, Zwieniecki M a** (2008) Nitrate control of root hydraulic properties in plants: translating local information to whole plant response. *Plant Physiol* **148**: 1159–67
- Hansen R, Mander Ü, Soosaar K, Maddison M, Lõhmus K, Kupper P, Kanai A, Söber J** (2012) Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landsc Ecol* **28**: 637–649
- Hermans C, Hammond JP, White PJ, Verbruggen N** (2006) How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci* **11**: 610–7
- Ibdah M, Krins A, Seidlitz HK, Heller W, Strack D, Vogt T, Aizoaceae L** (2002) Spectral dependence of flavonol and betacyanin accumulation in *Mesembryanthemum crystallinum* under. 1145–1154
- Izaguirre MM, Mazza C a, Svatos A, Baldwin IT, Ballaré CL** (2007) Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. *Ann Bot* **99**: 103–9
- Jansen M a. K** (2002) Ultraviolet-B radiation effects on plants: induction of morphogenic responses. *Physiol Plant* **116**: 423–429
- Janssens I a., Dieleman W, Luyssaert S, Subke J, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman a. J, Grace J, Matteucci G, et al** (2010) Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nat Geosci* **3**: 315–322
- Johnson DM, Smith WK** (2008) Cloud immersion alters microclimate, photosynthesis and water relations in *Rhododendron catawbiense* and *Abies fraseri* seedlings in the southern Appalachian Mountains, USA. *Tree Physiol* **28**: 385–92
- Kamaluddin M, Zwiazek JJ, Tg C** (2002) Ethylene Enhances Water Transport in Hypoxic Aspen. doi: 10.1104/pp.010791.962

- Keski-Saari S, Pusenius J, Julkunen-Tiitto R** (2005) Phenolic compounds in seedlings of *Betula pubescens* and *B. pendula* are affected by enhanced UVB radiation and different nitrogen regimens during early ontogeny. *Glob Chang Biol* **11**: 1180–1194
- Kleczewski NM, Herms D a., Bonello P** (2011) Nutrient and water availability alter belowground patterns of biomass allocation, carbon partitioning, and ectomycorrhizal abundance in *Betula nigra*. *Trees* **26**: 525–533
- Kobe RK, Iyer M, Walters MB** (2010) Optimal partitioning theory revisited: nonstructural carbohydrates dominate root mass responses to nitrogen. *Ecology* **91**: 166–79
- Kont A, Jaagus J, Aunap R** (2003) Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Glob Planet Change* **36**: 1–15
- Kostina E, Wulff A, Julkunen-Tiitto R** (2001) Growth, structure, stomatal responses and secondary metabolites of birch seedlings (*Betula pendula*) under elevated UV-B radiation in the field. *Trees* **15**: 483–491
- Kozlowski TT** (1997) Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol* **17**: 490–490
- Kreuzwieser J, Hauberg J, Howell K a, Carroll A, Rennenberg H, Millar a H, Whelan J** (2009) Differential response of gray poplar leaves and roots underpins stress adaptation during hypoxia. *Plant Physiol* **149**: 461–73
- Krizek DT** (2004) Invited Review Influence of PAR and UV-A in Determining Plant Sensitivity and Photomorphogenic Responses to UV-B Radiationqt. 79:
- Kupper P, Söber J, Sellin A, Löhmus K, Tullus A, Räm O, Lubenets K, Tulva I, Uri V, Zobel M, et al** (2011) An experimental facility for free air humidity manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environ Exp Bot* **72**: 432–438
- Leuschner C** (2002) Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *Flora - Morphol Distrib Funct Ecol Plants* **197**: 262–274
- Li F-R, Peng S-L, Chen B-M, Hou Y-P** (2010) A meta-analysis of the responses of woody and herbaceous plants to elevated ultraviolet-B radiation. *Acta Oecologica* **36**: 1–9
- Luo Y, Gerten D, Le Maire G, Parton WJ, Weng E, Zhou X, Keough C, Beier C, Ciais P, Cramer W, et al** (2008) Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and [CO₂] on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. *Glob Chang Biol* **14**: 1986–1999
- Maurel C, Verdoucq L, Luu D-T, Santoni V** (2008) Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu Rev Plant Biol* **59**: 595–624
- Meinzer FC** (2003) Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* **134**: 1–11

- Miller a. J, Cramer MD** (2005) Root Nitrogen Acquisition and Assimilation. *Plant Soil* **274**: 1–36
- Miller AJ, Fan X, Orsel M, Smith SJ, Wells DM** (2007) Nitrate transport and signalling. *J Exp Bot* **58**: 2297–306
- Mitchell PJ, O’Grady AP, Tissue DT, White D a, Ottenschlaeger ML, Pinkard E a** (2013) Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytol* **197**: 862–72
- Morales LO, Tegelberg R, Brosché M, Keinänen M, Lindfors A, Aphalo PJ** (2010) Effects of solar UV-A and UV-B radiation on gene expression and phenolic accumulation in *Betula pendula* leaves. *Tree Physiol* **30**: 923–34
- Nejad AR, van Meeteren U** (2005) Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity. *Physiol Plant* **125**: 324–332
- Niinemets Ü** (1999) Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. 35–47
- Niinemets Ü, Valladares F** (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* **76**: 521–547
- Parts K, Tedersoo L, Lõhmus K, Kupper P, Rosenvald K, Sõber A, Ostonen I** (2013) Increased air humidity and understory composition shape short root traits and the colonizing ectomycorrhizal fungal community in silver birch stands. *For Ecol Manage* **310**: 720–728
- Pataki DE, Oren R, Katul G, Sigmon J** (1998) Canopy conductance of *Pinus taeda*, *Liquidambar styraciflua* and *Quercus phellos* under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiol* **18**: 307–315
- Paterson E, Sim A** (2000) Effect of nitrogen supply and defoliation on loss of organic compounds from roots of *Festuca rubra*. **51**: 1449–1457
- Possen BJHM, Oksanen E, Rousi M, Ruhanen H, Ahonen V, Tervahauta A, Heinonen J, Heiskanen J, Kärenlampi S, Vapaavuori E** (2011) Adaptability of birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) genotypes to different soil moisture conditions. *For Ecol Manage* **262**: 1387–1399
- Reinhardt K, Smith WK** (2008) Impacts of cloud immersion on microclimate, photosynthesis and water relations of *Abies fraseri* (Pursh.) Poiret in a temperate mountain cloud forest. *Oecologia* **158**: 229–38
- Rinnan R, Keinanen MM, Kasurinen a., Asikainen J, Kekki TK, Holopainen T, Ro-Poulsen H, Mikkelsen TN, Michelsen a.** (2005) Ambient ultraviolet radiation in the Arctic reduces root biomass and alters microbial community composition but has no effects on microbial biomass. *Glob Chang Biol* **11**: 564–574

- Ritter A, Regalado CM, Aschan G** (2009) Fog reduces transpiration in tree species of the Canarian relict heath-laurel cloud forest (Garajonay National Park, Spain). *Tree Physiol* **29**: 517–28
- Robinson D** (2001) Root proliferation , nitrate inflow and their carbon costs during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. 41–50
- Sellin A, Tullus A, Niglas A, Õunapuu E, Karusion A, Lõhmus K** (2013) Humidity-driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*). *Ecol Res* **28**: 523–535
- Siemens JA, Zwiazek JJ** (2013) Effects of Nitrate and Ammonium on Water Relations of Trembling Aspen Seedlings in Solution Culture. *J Plant Nutr* **36**: 372–389
- Tournaire-Roux C, Sutka M, Javot H, Gout E, Gerbeau P, Luu D-T, Bligny R, Maurel C** (2003) Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* **425**: 393–7
- Trošt Sedej T, Gaberščik A** (2008) The effects of enhanced UV-B radiation on physiological activity and growth of Norway spruce planted outdoors over 5 years. *Trees* **22**: 423–435
- Tullus A, Kupper P, Sellin A, Parts L, Söber J, Tullus T, Lõhmus K, Söber A, Tullus H** (2012) Climate change at northern latitudes: rising atmospheric humidity decreases transpiration, N-uptake and growth rate of hybrid aspen. *PLoS One* **7**: e42648
- Uri V, Vares A, Tullus H, Kanal A** (2007) Above-ground biomass production and nutrient accumulation in young stands of silver birch on abandoned agricultural land. *Biomass and Bioenergy* **31**: 195–204
- Useche A, Shipley B** (2010a) Plasticity in relative growth rate after a reduction in nitrogen availability is related to root morphological and physiological responses. *Ann Bot* **106**: 617–25
- Useche A, Shipley B** (2010b) Interspecific correlates of plasticity in relative growth rate following a decrease in nitrogen availability. *Ann Bot* **105**: 333–9
- Vass I, Turcsányi E, Touloupakis E, Ghanotakis D, Petrouleas V** (2002) The mechanism of UV-A radiation-induced inhibition of photosystem II electron transport studied by EPR and chlorophyll fluorescence. *Biochemistry* **41**: 10200–10208
- Wilson KE, Thompson JE, Huner NP, Greenberg BM** (2001) Effects of ultraviolet-A exposure on ultraviolet-B-induced accumulation of specific flavonoids in *Brassica napus*. *Photochem Photobiol* **73**: 678–84
- Yong JW, Wong SC, Letham DS, Hocart CH, Farquhar GD** (2000) Effects of elevated [CO₂] and nitrogen nutrition on cytokinins in the xylem sap and leaves of cotton. *Plant Physiol* **124**: 767–80

(IPCC), I. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis.
[<http://www.buildingclimatesolutions.org/view/article/524b2c2f0cf264abcd86106a>]
10.05.2014

R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R
Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Liisa Kübarsepp

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose:
„Erinevate keskkonnafaktorite mõju arukase (*Betula pendula* Roth.) kasvule ja
lämmastiku omastamisele eksperimentaalsetes tingimustes“

mille juhendajad on Priit Kupper ja Anu Sõber

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil,
sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse
tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu,
sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu alates **27.05.2016** kuni autoriõiguse
kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega
isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2014**